This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Über dieses Buch

Dies ist ein digitales Exemplar eines Buches, das seit Generationen in den Regalen der Bibliotheken aufbewahrt wurde, bevor es von Google im Rahmen eines Projekts, mit dem die Bücher dieser Welt online verfügbar gemacht werden sollen, sorgfältig gescannt wurde.

Das Buch hat das Urheberrecht überdauert und kann nun öffentlich zugänglich gemacht werden. Ein öffentlich zugängliches Buch ist ein Buch, das niemals Urheberrechten unterlag oder bei dem die Schutzfrist des Urheberrechts abgelaufen ist. Ob ein Buch öffentlich zugänglich ist, kann von Land zu Land unterschiedlich sein. Öffentlich zugängliche Bücher sind unser Tor zur Vergangenheit und stellen ein geschichtliches, kulturelles und wissenschaftliches Vermögen dar, das häufig nur schwierig zu entdecken ist.

Gebrauchsspuren, Anmerkungen und andere Randbemerkungen, die im Originalband enthalten sind, finden sich auch in dieser Datei – eine Erinnerung an die lange Reise, die das Buch vom Verleger zu einer Bibliothek und weiter zu Ihnen hinter sich gebracht hat.

Nutzungsrichtlinien

Google ist stolz, mit Bibliotheken in partnerschaftlicher Zusammenarbeit öffentlich zugängliches Material zu digitalisieren und einer breiten Masse zugänglich zu machen. Öffentlich zugängliche Bücher gehören der Öffentlichkeit, und wir sind nur ihre Hüter. Nichtsdestotrotz ist diese Arbeit kostspielig. Um diese Ressource weiterhin zur Verfügung stellen zu können, haben wir Schritte unternommen, um den Missbrauch durch kommerzielle Parteien zu verhindern. Dazu gehören technische Einschränkungen für automatisierte Abfragen.

Wir bitten Sie um Einhaltung folgender Richtlinien:

+ *Nutzung der Dateien zu nichtkommerziellen Zwecken* Wir haben Google Buchsuche für Endanwender konzipiert und möchten, dass Sie diese Dateien nur für persönliche, nichtkommerzielle Zwecke verwenden.

+ *Keine automatisierten Abfragen* Senden Sie keine automatisierten Abfragen irgendwelcher Art an das Google-System. Wenn Sie Recherchen über maschinelle Übersetzung, optische Zeichenerkennung oder andere Bereiche durchführen, in denen der Zugang zu Text in großen Mengen nützlich ist, wenden Sie sich bitte an uns. Wir fördern die Nutzung des öffentlich zugänglichen Materials für diese Zwecke und können Ihnen unter Umständen helfen.

+ *Beibehaltung von Google-Markenelementen* Das "Wasserzeichen" von Google, das Sie in jeder Datei finden, ist wichtig zur Information über dieses Projekt und hilft den Anwendern weiteres Material über Google Buchsuche zu finden. Bitte entfernen Sie das Wasserzeichen nicht.

+ *Bewegen Sie sich innerhalb der Legalität* Unabhängig von Ihrem Verwendungszweck müssen Sie sich Ihrer Verantwortung bewusst sein, sicherzustellen, dass Ihre Nutzung legal ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass ein Buch, das nach unserem Dafürhalten für Nutzer in den USA öffentlich zugänglich ist, auch für Nutzer in anderen Ländern öffentlich zugänglich ist. Ob ein Buch noch dem Urheberrecht unterliegt, ist von Land zu Land verschieden. Wir können keine Beratung leisten, ob eine bestimmte Nutzung eines bestimmten Buches gesetzlich zulässig ist. Gehen Sie nicht davon aus, dass das Erscheinen eines Buchs in Google Buchsuche bedeutet, dass es in jeder Form und überall auf der Welt verwendet werden kann. Eine Urheberrechtsverletzung kann schwerwiegende Folgen haben.

Über Google Buchsuche

Das Ziel von Google besteht darin, die weltweiten Informationen zu organisieren und allgemein nutzbar und zugänglich zu machen. Google Buchsuche hilft Lesern dabei, die Bücher dieser Welt zu entdecken, und unterstützt Autoren und Verleger dabei, neue Zielgruppen zu erreichen. Den gesamten Buchtext können Sie im Internet unter `http://books.google.com` durchsuchen.

Q L
958
G65
1902
BIOL

UC-NRLF

B 3 867 148

UCB

ILTIS
UNIVERSITY OF WISCONSIN HERBARIUM MADISON

Untersuchungen

über

Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung

bei

Polystomum integerrimum Rud.

Inaugural-Dissertation

der

naturwissenschaftlich-mathematischen Fakultät

der

Universität Heidelberg

zur

Erwerbung des Doktorgrades

vorgelegt von

Richard Goldschmidt

Mit drei lithographirten Tafeln

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1902

52764801

(Sonder-Abdruck aus: »Zeitschrift für wissensch. Zoologie«. LXXI. Bd. 3. Heft.

QL958
G65
1902
BIOL

Seit ZELLER's grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklung des *Polystomum integerrimum* (53, 54), wurden die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei dieses Parasiten, wie überhaupt aller Trematoden, nicht wieder untersucht. Die merkwürdigen Angaben ZELLER's über die Vorgänge im frisch abgelegten *Polystomum*-Ei sind daher bis auf den heutigen Tag weder bestätigt noch mit den seither gewonnenen Vorstellungen über Zelltheilung in Einklang gebracht worden. Und da auch bei den digenetischen Trematoden über die Erscheinungen der Eireifung und Befruchtung vollständiges Dunkel herrscht[1], war es möglich, dass BRAUN auf Grund der Angaben ZELLER's (s. u. p. 27) vermuthen konnte (7), dass jene Erscheinungen bei dieser Abtheilung in ganz besonderer Weise ablaufen. Um diese Fragen ihrer Lösung etwas näher zu rücken und zugleich die Zellforscher auf Erscheinungen aufmerksam zu machen, die an diesem Objekt in besonders merkwürdiger Ausprägung auftreten, entschloss ich mich, meine Beobachtungen mitzutheilen, obwohl mir ihre große Lückenhaftigkeit sehr wohl bewusst ist.

Im Anschluss an die Darstellung der ersten Vorgänge im Ei, wird Einiges über die Theilung in den Furchungs- und Embryonalzellen mitgetheilt werden, was in willkommener Weise Lücken unseres eigentlichen Gegenstandes zu ergänzen und Manches zu berichtigen geeignet scheint[2].

[1] Eine Angabe von v. LINSTOW (37) für *Distomum cylindraceum* darf als sehr unwahrscheinlich hier übergangen werden (s. p. 27).

[2] Man wird erstaunen, dass ich cytologische Einzelheiten aus der Embryonalentwicklung eines monogenetischen Trematoden mittheile, ohne auf die ganz

Knotenpunkten der Waben, also in der Peripherie des Nucleolus und an der inneren Grenze der stark gefärbten Außenschicht, finden sich regelmäßig sehr kleine stark lichtbrechende und gefärbte Körnchen.

Die Eizelle selbst ist dem Deckelpole des Eies genähert, kugelrund und misst im Durchmesser 0,053 mm. Ihr Plasma, welches sich ziemlich stark färbt, erscheint bei schwacher Vergrößerung feinkörnig, erweist sich aber bei Betrachtung mit sehr starken Systemen als feinschaumig, aus gleich großen Waben bestehend, deren Wände gefärbt sind, während der Inhalt ungefärbt bleibt. Das Plasma ist durchaus gleichmäßig strukturirt und enthält keinerlei geformte deutoplasmatische Einschlüsse. Bisweilen findet man im Plasma einzelne kleine runde Plättchen von gelblicher Farbe und starker Lichtbrechung. Es scheint aber, dass sie nur durch das Schneiden ins Ei gepresst werden; in der Nähe des Eies findet man sie häufig zwischen den Dotterzellen, oft zu eigenartigen Gruppen angeordnet. Über ihre Bedeutung weiß ich nichts zu sagen. ZELLER, der sie auch gesehen hat, meint, sie bestünden aus der gleichen Substanz wie die Schale.

Die Eizelle ist nackt. Von einer Dotterhaut habe ich weder vor noch nach der Befruchtung etwas bemerken können, eben so wenig wie VAN BENEDEN (1) und STIEDA (44). ZELLER's Angabe hierüber scheint demnach irrig zu sein.

Excentrisch im Ei (Fig. 2) liegt der große bläschenförmige, ein wenig abgeplattete Kern. Er ist scharf begrenzt von einer deutlich doppelt kontourirten, stark gefärbten Kernmembran, wie ZELLER angiebt. Er hat einen Durchmesser von 0,027 mm, also etwa die Hälfte des ganzen Eies. Sein Innenraum enthält ein schwach färbbares, maschiges (alveoläres) Kerngerüst (Fig. 2), in das der große Nucleolus eingelagert ist, dessen Durchmesser 0,011 mm beträgt. Er färbt sich mit Chromatinfarbstoffen sehr intensiv und ist nicht homogen, sondern mit feinen, stark lichtbrechenden Tröpfchen erfüllt, zeigt also auch einen alveolären Bau[1].

Es mögen hier auch noch einige Anomalien Erwähnung finden, die ich gelegentlich beobachtete. Es finden sich bisweilen taube Eier, die nur von einer theils glasigen, theils körnigen Dottermasse erfüllt sind, in der Zellgrenzen nicht wahrgenommen werden. Ferner kamen Eier vor, die zwei Eizellen enthielten. Es scheint, dass diese sich wenigstens eine Zeit lang weiter entwickeln können, da ich einmal zwei Furchungsstadien von je vier Zellen in einem Ei fand.

Litteratur. Entdeckt wurden die Eier des *Polystomum* durch v. SIEBOLD (42). Später hat sie auch LEUCKART (34) gesehen und kurz beschrieben. Eine eingehende Schilderung ihrer Entstehung, Zusammensetzung und Weiterentwicklung gab erst VAN BENEDEN (1), mit dessen Abhandlung gleichzeitig auch

[1] In diesem Fall als pseudowabig zu bezeichnen.

eine Arbeit von STIEDA (44) erschien. Zwei Jahre später, 1872, erschienen gleichzeitig die Arbeiten von Zeller (53) und von v. WILLEMOES-SUHM (51). In einer weiteren Arbeit vervollständigte ZELLER (54) seine früheren Angaben.

I. Die Reifung des Eies.

a. Bis zur Bildung der ersten Richtungsspindel.

Das in das Wasser abgelegte Ei ist noch nicht befruchtet und hat auch noch nicht den Process der Eireifung durchlaufen. Es muss dies betont werden, weil allgemein die Ansicht herrscht (BRAUN [7], LEUCKART [35]), die Befruchtung müsse bei den Trematoden vor der Bildung der Schale geschehen, demnach erstere sowohl wie die Eireifung schon in den Geschlechtswegen des Thieres stattfinden (s. u.). Die Eier des *Polystomum* gehören zu der Gruppe von Eiern, bei denen die Eireifung gleichzeitig mit der Befruchtung verläuft, also erst durch das Eindringen des Spermatozoon veranlasst wird. Der Übersichtlichkeit halber aber soll zunächst die Bildung der Richtungskörperchen und des Eikerns geschildert werden, und dann erst die Verwandlung des Spermatozoon in den Samenkern.

Die erste Veränderung, die wir am frisch abgelegten Ei wahrnehmen (Fig. 3), betrifft den Kern, der sich an einer Seite flach einbuchtet; die Einbuchtung wird allmählich tiefer, während auch auf anderen Seiten die Grenze des Kernes unregelmäßig wird. Das in die erwähnte Einbuchtung des Kernes hineinragende Plasma ist zu gleicher Zeit viel dichter geworden. Es färbt sich daher dunkler und zeigt bei genauem Studium die Andeutung einer radiären Anordnung um ein im Centrum der verdichteten Substanz liegendes Korn (Fig. 3 *c*). Es liegt auf der Hand, dass dies das Centrosom mit der verdichteten sogen. Sphärensubstanz ist. Sein Auftreten an der eingebuchteten Stelle des Kernes, was ähnlich auch an anderen Objekten beobachtet wurde, könnte leicht einen nuclearen Ursprung des Centrosoms vermuthen lassen. Ich neige aber der Ansicht zu, dass es an der Stelle seines ersten Erscheinens im Plasma selbst entstanden ist, also auch kein permanentes Zellorgan ist. Ob ein Zusammenhang zwischen der Lage des Centrosoms und der Eintrittsstelle des Spermatozoons besteht, kann ich nicht mit Bestimmtheit angeben.

Gleichzeitig hat nun auch der Nucleolus sich zu verändern begonnen. Er hat eine ovale Gestalt angenommen und sich auch etwas vergrößert (Fig. 3). Die nun folgenden Vorgänge führen zu seinem Zerfall, scheinen aber so schnell zu verlaufen[1], dass ich nur den An-

[1] s. Nachtrag.

fang und das Ende des Vorgangs in meinen Präparaten finde. Fig. 13 zeigt einen solchen Kern mit stark angewachsenem Nucleolus, von dessen Peripherie sich ein intensiv gefärbtes Kügelchen loslöst, ein Vorgang, den auch schon ZELLER beobachtete. Ziemlich unvermittelt schließen sich hieran die in Figg. 4, 5, 8 dargestellten Stadien. Das, was vor Allem auffällt, sind die zahlreichen, großen und intensiv gefärbten Kugeln, welche einen großen Theil des Eies ausfüllen und das mikroskopische Bild vollständig beherrschen. Sie sind von ziemlich ungleicher Größe und zeigen denselben feinvacuolisirten Bau wie der Nucleolus. Die größten erreichen einen Durchmesser von etwa 5 μ, also ungefähr die Hälfte des Nucleolus. Wir wollen sie vor der Hand mit einer von BÖHM (3) angewandten Bezeichnung Karyomeriten[1] benennen. Ihre Zahl scheint nicht konstant zu sein, schwankt aber nur in engen Grenzen. In mehreren Fällen, z. B. Fig. 4 und 8, habe ich 16 gezählt. Das Ei, von dem Fig. 5 einen Schnitt darstellt, enthält jedoch ungefähr 20. Das Vorkommen der Zahl 16 in vielen Fällen ist von Interesse, weil die Chromosomenzahl bei unserem Objekte acht beträgt. Später wird davon noch die Rede sein.

Diese Karyomeriten liegen nun nicht frei im Eiplasma, sondern sind von eigenartigen Höfen umgeben. Es liegt immer eine größere Anzahl von Kugeln in einem gemeinsamen Hof (Fig. 4, 8). Dieser letztere ist immer von einem scharfen Kontour begrenzt und erscheint merkwürdig gelappt, gleichsam amöbenartig. Ursprünglich stehen die einzelnen Lappen der verschiedenen Höfe durch Brücken mit einander in Verbindung, so dass man eigentlich nur von einem einzigen starkgelappten Gebilde reden kann. Das Ei der Fig. 4 zeigt dieses Stadium, die Verbindungen liegen aber meist in einer anderen Schnittebene. Später aber haben wir getrennte Höfe, die oft ein eigenartig zerrissenes Aussehen besitzen. Die Struktur dieser Höfe ist eine verschiedene. Oft erscheinen sie viel heller als der Eidotter gefärbt, ja fast farblos und lassen keinerlei feineren Bau erkennen. In diesem Falle nehmen sie bei Färbung mit Boraxkarmin und Bleu de Lyon einen bläulichen Ton an. Öfter aber erscheinen sie auf diesem Stadium ein wenig dunkler als das übrige Plasma und zeichnen sich von diesem durch ihr homogenes fast glasiges Aussehen aus (Figg. 4 und 8). Sie lassen bei stärkster Vergrößerung eine

[1] BÖHM bezeichnet mit diesem Ausdruck nicht genau das Gleiche. Er nennt diese Theile des unbefruchteten Eikerns Ovomeriten, die entsprechenden des Samenkerns Spermatomeriten, und erst die des Furchungskerns Karyomeriten. Ich möchte aber die ersteren beiden Termini vermeiden, da sie falsche Vorstellungen erwecken können (s. p. 40).

Struktur erkennen, die noch feiner als die des Eiplasmas ist. Umgeben sind dann diese Höfe von einem zarten helleren Saum, der an eine etwas dunklere Schicht des Eiplasmas grenzt (Figg. 4 und 8). Ob diesem verschiedenen Aussehen der Höfe eine Bedeutung zukommt, und welche, wage ich nicht zu entscheiden. Vielleicht stellen die dunklen Höfe einen späteren Zustand dar, was mit den Verhältnissen in kleineren Furchungszellen übereinstimmen würde. Später werden wir darauf noch einmal zurückkommen müssen.

Was sind nun diese Karyomeriten und ihre Höfe? Nichts Anderes als Theile des zerfallenen Kernes und seines Kernkörpers. Wir müssen annehmen, dass der Nucleolus sich in so viel Stücke getheilt hat als Karyomeriten vorhanden sind, und zwar möglicherweise simultan, da keinerlei Zwischenstadien zur Beobachtung kamen. Der Kern selbst ist lappig geworden, vielleicht durch eigene amöboide Bewegungen und dann in die Stücke zerfallen, die als Höfe die Karyomeriten einschließen. Höfe wie Karyomeriten haben dabei ihr Volumen vergrößert, erstere wohl nur wenig, letztere aber beträchtlich, da ihr Gesammtvolumen schätzungsweise das Vierfache des Volumens des Nucleolus beträgt. Wir können vielleicht annehmen, dass dieses Wachsthum auf eine Quellung zurückzuführen ist, wobei den Höfen die Flüssigkeit entnommen wurde, wodurch sich auch ihre dichtere Struktur erklärte.

Über das Verhalten der achromatischen Theile während dieser Vorgänge kann ich leider nur sehr wenig angeben; das was dieselben kenntlich macht, die Strahlungen, sind in meinen Präparaten, auch anderer Stadien, immer erst auf der Höhe des Theilungsvorganges deutlich[1]. Fig. 5 zeigt auf der von den Karyomeriten frei gelassenen Seite des Eies einen großen ovalen Bezirk, der durch seine schwächere Färbung auffällt und von einer dunkleren Zone des Plasmas begrenzt wird. Im Inneren lassen sich zwei blasse Kügelchen erkennen (*c*), deren Lage es allerdings nicht ganz sicher erscheinen lässt, ob wir es mit dem getheilten Centrosom zu thun haben. Fig. 8, *c* zeigt dann ein deutliches Centrosom, umgeben von einer schwachen Strahlung. Nach seiner polaren Lage müsste zu erwarten sein, dass auch am entgegengesetzten Pol ein solches liege; letzteres war aber weder in diesem noch den folgenden Schnitten zu finden.

Der Eikern befindet sich also jetzt auf einem Stadium, das wir dem Spirem anderer Kerne vergleichen müssen, wenn es auch einen

[1] s. Nachtrag.

ganz ungewohnten Anblick darbietet. Nunmehr geht er zur Bildung der ersten Richtungsspindel über. Leider besitze ich nur zwei Bilder, die geeignet sind zu zeigen, auf welche Weise die Chromosomen aus den Karyomeriten entstehen. Ich muss dafür auf die allerdings auch sehr lückenhafte Darstellung, die später für die Furchungszellen gegeben wird, verweisen. Fig. 10 zeigt ein Ei, in dem die Karyomeriten zum großen Theil bereits sichtlich kleiner geworden sind, was übrigens auch in Fig. 8 schon zu erkennen ist. Sie liegen wieder in den hellen Höfen und nehmen die eine Seite des Eies ein. Bei *ch* sieht man nun in einem solchen Hof neben einem kleinen Karyomeriten ein gleich dunkel gefärbtes leicht gebogenes Stäbchen liegen, das sofort an ein Chromosom denken lässt. Eben so sehen wir bei *ch,* in den hellen Hof ein solches Stäbchen eingeschlossen, ebenfalls gemeinsam mit einem kleinen, hier etwas blasser gefärbten Karyomerit. Ob man annehmen muss, dass von zwei zusammengehörigen Karyomeriten jeder eine Hälfte des Chromosoms bildet oder ob aus einem Karyomerit das Chromosom herauswächst, wie dies auch für die Furchungszellen gilt, ist nicht zu entscheiden, wenn auch letzteres wahrscheinlicher ist. Die Verbindung mit den Karyomeriten ist vielleicht durchschnitten. (Es fehlen zu dem Präparat leider auch die folgenden Schnitte.) Das andere hierher gehörige Präparat ist in Fig. 9 abgebildet. Wir sehen eine Anzahl Karyomeriten in ihren etwas dunkler gefärbten Höfen liegen. Diese letzteren erscheinen als eigenartige hufeisenförmig gebogene Bänder. Außerdem aber bemerken wir hier einige dunkler gefärbte fadenartige Züge, in deren Verlauf kleine, stärker gefärbte Körnchen eingelagert zu sein scheinen. Es sind dies aber Knickungsstellen der Fäden. Sie lassen eine deutliche Schleifenform erkennen und verlaufen zum Theil auf der Grenze der Höfe. Auch in diesem Falle muss ich die genauere Deutung der Zukunft überlassen und weise nur darauf hin, dass später ähnliche Bilder aus Embryonalzellen beschrieben werden, die in Bezug auf die eigenartigen dunklen Höfe, wie auch die Form der gefärbten Fäden erkennen lässt, dass es sich um die gleichen Vorgänge handelt (p. 38 ff., Fig. 34, 35).

Es ist seither stillschweigend die Voraussetzung gemacht worden, dass die Karyomeriten und somit auch der Nucleolus des Eies, aus dem sie entstehen, aus Chromatin bestünden und in die Bildung der Chromosomen aufgingen. Es könnte nun ja auch sein, dass diese aus Theilen der Höfe oder übersehen gebliebenen Resten des Kerngerüstes entständen und die Karyomeriten nichts Anderes seien als

Nucleoli, die, wie in anderen Fällen, mit der Spindelbildung gar nichts zu thun haben, sondern dabei allmählich im Plasma aufgelöst werden (z. B. *Myxostoma* [49]). Die mangelhaften Bilder, die ich für die Umbildung zu Chromosomen geben kann, rücken diesen Verdacht gewiss nahe[1]. Höchst unwahrscheinlich macht diese Deutung aber schon die Thatsache, dass wir in den Stadien, auf welchen Chromosomen in der Zelle vorhanden sind, niemals eine Spur der Karyomeriten finden. (Willkürliche Deutungen sind ausgeschlossen, da ja im Zellplasma keinerlei färbbare Körner vorkommen.) Der strikte Beweis für die Richtigkeit obiger Deutung wird aber erst später erbracht werden, wenn wir Schritt für Schritt umgekehrt die Entstehung der Karyomeriten aus den Chromosomen verfolgen werden, sowohl bei der Bildung des weiblichen Vorkerns, als auch bei den Theilungen in den Furchungszellen. Wir werden dann auch die Bedeutung der »Höfe« zu diskutiren haben, die bisher nur einfach beschrieben wurden.

b. Die Bildung der Richtungskörperchen.

Mit der Ausbildung der Richtungsspindel beginnt das Ei seine kugelige Form zu verändern und in eine ellipsoidische überzugehen. Schon ZELLER sah dies und giebt an, dass es mit dem Verschwinden des Kernes eintritt. Fig. 11 lässt diese Form gut erkennen und zeigt auch, dass die Längsachse der Ellipse immer senkrecht zur Spindelachse steht.

Die Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel enthält acht Chromosomen. Diese scheinen hier niemals schleifenförmig zu sein, wie in der zweiten Richtungsspindel und den Furchungszellen, sondern bilden kurze gedrungene Stäbchen (Fig. 11, 12, 12*a*). In günstigen Bildern erscheinen sie perlschnurartig aus Chromatiden zusammengesetzt. Fig. 12 zeigt einen Schnitt senkrecht zur Spindelachse, in dem alle 8 Chromosomen der Äquatorialplatte liegen, die auch diesen Bau erkennen lassen. Das Chromosom scheint meist aus vier oder fünf solcher Chromatinkügelchen zusammengesetzt zu sein, was auch Fig. 12*a* zeigt, die die Chromosomen beim Eintritt in das Richtungskörperchen darstellt.

[1] Ich muss gestehen, dass ich im Anfang der Untersuchung öfters auch glaubte, dass die Karyomeriten sogar nichts als gefressene Kerne der Dotterzellen seien, zumal man diese oft dem Ei sehr nahe anliegend findet. Hieran ist jedoch nicht zu denken, da die Kerne der Dotterzellen sonst sehr bald aufgezehrt sein müssten, während sie noch in späten Entwicklungsstadien vollzählig vorhanden sind. Auch lässt die regelmäßige Anordnung, die die Karyomeriten in manchen Stadien zeigen (s. u.), dies ausschließen.

Die Richtungsspindel selbst zeichnet sich durch ihre außerordentliche Größe aus und durchzieht das Ei in der ganzen Länge der kleineren Ellipsenachse (Figg. 11, 14). Ich besitze kein Präparat, das sie gut im Stadium der Äquatorialplatte darstellt, dagegen ist ihr Aufbau sehr schön aus Fig. 14, dem Diasterstadium, zu erkennen. Wir sehen eine deutlich abgegrenzte, langgestreckte Centralspindel — mit welchem Terminus übrigens nichts über ihre Entstehung ausgesagt sein soll —, welche das Ei vom einen Pole zum anderen durchzieht An ihren Enden liegen die Chromosomen im Stadium der Tochterplatten, lassen hier aber nichts Genaues über Zahl und Bau erkennen. Dagegen sieht man sehr gut, besonders an dem Eipole, wie sich die Chromosomen in bekannter Weise dem Verlauf der Spindelfasern einordnen. Dass diese Ausbildung einer das ganze Ei durchsetzenden Richtungsspindel nicht zur Bildung eines riesigen Richtungskörpers führt, wie es z. B. von FRANCOTTE für Polycladen (21) und von FÜRST für *Ascaris* (22) beschrieben wird, erscheint für die Auffassung der Mechanik der inäqualen Zelltheilung von Wichtigkeit. Davon später mehr.

Nur an dem einen Pol der Spindel vermochte ich ein Centrosom nachzuweisen, am Eipol. Am oder im Richtungskörperchen konnte ich auf keinem der beobachteten Stadien etwas Derartiges auffinden. Ich möchte aber nicht behaupten, dass es dort überhaupt fehlt, vielmehr annehmen, dass es mit den angewandten Methoden wegen seiner Kleinheit nicht sichtbar wurde. Die Berechtigung zu dieser Annahme folgere ich aus der später eingehend zu erörternden Thatsache, dass in Furchungszellen, die sich in ungleich große Blastomeren theilen, die Centrosomen der betreffenden Spindel sich in Bezug auf ihre Größe verhalten wie die Größe der beiden Tochterzellen. Das am Eipol liegende Centrosom ist verhältnismäßig klein, wenn wir es mit den riesigen entsprechenden Gebilden der Furchungszellen vergleichen (s. z. B. Fig. 23) und dokumentirt so seinen rudimentären Charakter. Von seinem Bau lässt sich hier nicht viel erkennen; es erscheint als blasses, scharf kontourirtes Kügelchen ohne weiter erkennbare Struktur. Über diese soll später auf Grund der Verhältnisse an Furchungszellen noch Einiges mitgetheilt werden. Ich möchte hier nur noch bemerken, dass ich mich in der Nomenclatur der fraglichen Gebilde und der Fassung des Begriffes Centrosoma ganz an BOVERI (6) anschließe.

Das Centrosom ist, wie es gewöhnlich der Fall, umgeben von einem hellen Hof, der Rindenschicht der Attraktionssphäre (VAN

Beneden). Von der eigentlichen durch stärkere Färbung hervortretenden »archoplasmatischen« Sphäre, wie sie später für die Furchungszellen beschrieben werden soll, ist hier nichts zu sehen. Von dem hellen Hof gehen die Strahlensysteme aus, die das Ei bis zur Peripherie durchsetzen. Die Strahlen lassen einen leicht gebogenen Verlauf erkennen, der besonders in der Nähe der Spindel deutlich ist. Mit den Strahlen des anderen Poles, die aus dem Richtungskörperchen kommen, bilden sie die bekannten Überkreuzungen, die allerdings nicht allzudeutlich hervortreten. Über die feinere Struktur der Strahlenfigur soll später noch Einiges bemerkt werden; es sei nur bereits hier betont, dass bei Anwendung geeigneter Vergrößerungen in allen meinen Präparaten die Strahlungen nur als der Ausdruck einer besonderen Anordnung des feinwabigen Plasmas erscheinen.

Das abzutheilende Richtungskörperchen wird zu einem dünnen Stiel ausgezogen, dessen Länge ungefähr $^1/_3$ des kleineren Eidurchmessers beträgt (Fig. 11). Es kommt dadurch, im Verein mit der elliptischen Form des Eies, auf dessen größerer Achse das Richtungskörperchen ja senkrecht steht, ein charakteristisches Bild zu Stande, das an einen Flaschenkürbis erinnert. Der abgetrennte Richtungskörper geht sehr rasch zu Grunde, sei es, dass er von den Dotterzellen resorbirt wird, sei es, dass er zerfällt und dann von den Elementen des Dotters nicht mehr zu unterscheiden ist. Unter vielen Hunderten von Eiern, die zur Untersuchung kamen, konnte ich in etwa vier Fällen den abgestoßenen Richtungskörper finden. In einem handelte es sich um ein Furchungsstadium von sechs Zellen, ein anderer ist das in Fig. 15 abgebildete Ei im Stadium der zweiten Richtungsspindel. Diese unangenehme Eigenschaft der Richtungskörper erschwert die Festlegung mancher Stadien sehr, und sie ist es auch hauptsächlich, die mich zwingt, in meiner Darstellung jetzt einen Sprung zu machen zur ausgebildeten zweiten Richtungsspindel.

In deren Äquatorialplatte treten acht Chromosomen ein, die sich aber von denen der ersten Richtungsspindel sofort durch ihre Form unterscheiden lassen. Sie bilden nicht mehr kurze Stäbchen, sondern lange U-förmig gebogene Schleifen. Wie diese aus den ersteren hervorgegangen sind, vermag ich nicht anzugeben. Ihre Form ersieht man aus Fig. 15, die sie beim Auseinanderrücken zu den Tochterplatten zeigt. Centrosomen habe ich bei der zweiten Richtungstheilung nie gesehen, möchte aber nicht mit Sicherheit behaupten, dass sie gänzlich fehlen. Auch von der achromatischen Figur zeigen meine Präparate dieses Stadiums nur wenig. Man erkennt nur eine

schwache Strahlung, welche die beiden Spindelpole kennzeichnet. Die Spindel selbst ist nicht entfernt so lang wie die der ersten Richtungstheilung, indem ihr proximaler Pol fast in der Mitte des Eies liegt.

Die Vorwölbung des Eiplasmas, welche zur Bildung des zweiten Richtungskörpers führt, zeichnet sich durch ihre breite, plumpe Gestalt aus, wie Fig. 15 zeigt. Ob das Richtungskörperchen selbst dem entsprechend größer ist, vermag ich nicht anzugeben, da ich es aus den obenbezeichneten Gründen in ausgebildetem Zustand nicht zu Gesicht bekam.

II. Die Bildung des Eikernes.

Nach der Abtrennung der Richtungskörperchen liegen die vier dem Ei verbleibenden Chromosomen nicht weit von dessen Oberfläche entfernt und bilden sich hier zum Eikern um. Die erste Veränderung der Chromosomen konnte ich auf diesem Stadium nicht verfolgen, verweise aber dafür auf das p. 33 ff. über den entsprechenden Vorgang in den Furchungszellen Gesagte, da sich dieser hier sicher in genau der gleichen Weise abspielt. Danach würde sich das Chromatin der Chromosomen zu einer Anzahl kleiner Kügelchen zusammenziehen, die dann durch zarte blassgefärbte Stränge mit einander in Verbindung stehen (s. Fig. 30). Wie sich dies dann auf einer wenig späteren Stufe im Eikern darstellt, zeigt Fig. 16. Die blassgefärbten Züge — sie sind immerhin stärker gefärbt als das Eiplasma — sind ungefähr parallel angeordnet und lassen so noch die Lage der Chromosomen in den Tochterplatten erkennen. Sie stellen die Grundsubstanz der Chromosomen dar und sollen als Plastinzüge bezeichnet werden, wofür die Begründung später gebracht werden wird. Sie verlaufen aber nicht mehr getrennt, sondern zeigen hier und da Verbindungen mit einander, sind zusammengeflossen und erscheinen auch breiter als es die Chromosomen waren. Ob ihnen eine feinere Struktur zukommt oder ob sie homogen sind, lässt sich bei ihrer Zartheit nicht unterscheiden. In die Plastinzüge eingelagert sieht man eine Anzahl feiner Kügelchen, die sich intensiv mit Chromatinfarbstoffen färben. Sie scheinen öfters zu je zweien durch einen Plastinstrang mit einander verbunden zu sein (Fig. 16). Ihre Zahl ist auf ungefähr 16 festzulegen.

Ein etwas älteres Stadium des Eikerns zeigt uns dann Fig. 17. Wir erkennen daran, dass die Plastinzüge nicht mehr parallel verlaufen, sondern allseitig mit einander verschmolzen sind und so ein

komplicirtes Gerüst darstellen. Die einzelnen Plastinzüge erscheinen breiter als vorher und bilden sogar hier und da solche unregelmäßige, lappige Stränge, wie sie die Karyomeriten vor der Bildung der ersten Richtungsspindel umgeben. Auch die chromatischen Kügelchen haben an Größe zugenommen und liegen oft in den Knotenpunkten, die die Balken des Plastingerüstes bilden. Diese Kügelchen sind aber nichts Anderes als die oben beschriebenen Karyomeriten, wie die Weiterentwicklung lehrt, die sich hauptsächlich an sie knüpft.

Dies zeigt uns bereits ein etwas älteres Stadium, wie es in Fig. 18 abgebildet ist. Die Karyomeriten haben an Umfang außerordentlich zugenommen; sie zeigen dabei nicht alle die gleiche Größe, die in einem ziemlichen Spielraume schwankt. Sie liegen zu einem lockeren Haufen gruppirt, in dem sich regelmäßig ungefähr 16 Kugeln zählen lassen. Diese lassen keinerlei feinere Struktur erkennen, erscheinen homogen. Von den Plastinzügen ist auf diesem Stadium gar nichts mehr zu sehen. Dagegen ist jeder Karyomerit von einem hellen Hofe umgeben, der sich mit nicht sehr scharfer Begrenzung von dem Protoplasma des Eies abhebt. Ob diese Höfe aus einer gleichmäßigen, blassen Flüssigkeit bestehen, oder ob ihnen auch eine feinere Struktur zukommt, vermag ich nicht zu entscheiden. Die zu den einzelnen Karyomeriten gehörigen Höfe sind von einander nicht völlig isolirt, sondern stehen durch Brücken mit einander in Verbindung, wodurch das ganze Gebilde einen traubigen Charakter erhält, der uns das Recht giebt von einem Eikern zu reden, obwohl nicht viel Ähnlichkeit mit dem vorhanden ist, was wir gewöhnlich als Kern bezeichnen.

Wo sind nun aber die Plastinzüge hingekommen und wie ist das plötzliche Auftreten der hellen Höfe zu verstehen? Ich glaube annehmen zu müssen, dass die Karyomeriten bei ihrem beträchtlichen Wachsthum das Plastin in sich aufgenommen und dadurch den Charakter gemischter Nucleolen erlangt haben. Wir hätten es dann im Principe mit den gleichen Vorgängen zu thun, wie sie R. Hertwig (30) für *Actinosphaerium* beschreibt. Wir werden darauf noch zurückkommen. Weiterhin darf vielleicht angenommen werden, dass die Karyomeriten bei ihrem Wachsthum dem umgebenden Plasma Stoffe entziehen, die sie zu ihrem Aufbau verwenden. Durch eine derartige Annahme ließe sich eine Vorstellung von dem Zustandekommen der hellen Höfe gewinnen, eine Vorstellung, deren problematische Natur ja nicht weiter betont zu werden braucht. Die Zahlenverhältnisse der Karyomeriten sollen erst später im Zusammen-

hang mit den entsprechenden Vorgängen im Samenkern besprochen werden.

Fig. 19 zeigt uns ein wieder etwas weiter entwickeltes Stadium. Die Veränderungen gegen das vorhergehende sind nur quantitativer Natur; die Karyomeriten haben nunmehr eine recht ansehnliche Größe erlangt und erscheinen etwas lockerer gruppirt, so dass sie mit ihren breiten Höfen einen beträchtlichen Theil des Eies einnehmen. In noch höherem Maße ist dies der Fall in einem noch etwas älteren Ei, wie es Fig. 20 wiedergiebt. Die Karyomeriten sind über einen großen Theil des Eies zerstreut, stehen aber immer noch durch ihre Höfe mit einander in Verbindung. Die größeren von ihnen erscheinen nicht mehr homogen, sondern sind von kleinen stärker lichtbrechenden Tröpfchen durchsetzt, wie es in gleicher Weise oben für die Karyomeriten vor der Bildung der Richtungskörper angegeben wurde. Sie füllen zusammen mit den entsprechenden Bildungen des Samenkerns das Ei vollständig aus (s. p. 20) und verleihen diesem ein außerordentlich merkwürdiges und charakteristisches Aussehen, das ohne die Kenntnis seines Zustandekommens gänzlich unverständlich wäre.

III. Die Bildung des Samenkerns.

In der bisherigen Darstellung wurden die männlichen Elemente der Übersichtlichkeit halber gar nicht berücksichtigt, obwohl die Vorgänge der Eireifung erst nach Eintritt des Spermatozoons in das Ei beginnen. Jetzt sollen die Veränderungen, die die männliche Keimzelle im Ei bis zur Bildung des Samenkerns erleidet im Zusammenhang dargestellt werden, wobei stets zu berücksichtigen ist, dass diese Vorgänge parallel mit den bisher beschriebenen verlaufen.

Zeller stellte bereits fest, dass in dem frisch abgelegten Ei der Eizelle zahlreiche Samenfäden ankleben. Von diesen dringt also sofort nach der Ablage in das Wasser einer in das Ei ein. Das Spermatozoon zeichnet sich durch einen sehr langen Schwanz aus und besitzt einen ziemlich dicken, birnförmigen Kopf. Ob ein Mittelstück vorhanden ist, weiß ich nicht, da ich keine besonderen Präparate angefertigt habe. Den eben eingedrungenen Spermatozoonkopf sehen wir in Fig. 4 nahe unter der Oberfläche des Eies liegen, dessen Kern die ersten Veränderungen vor Bildung der ersten Richtungsspindel eingegangen ist. Der Samenkopf ist nicht homogen, sondern äußerst fein vacuolisirt. Hinten hängt ihm ein zartes Fädchen an, wohl der Rest des Schwanzes.

Während der weiteren Entwicklung verhält sich der Spermakopf zunächst wie in den meisten anderen Fällen, indem er zu einem bläschenartigen Gebilde heranwächst. In Fig. 8 sehen wir ihn in Form eines blass gefärbten, spindelförmigen Bläschens im Ei liegen. In seinem Inneren erkennt man einen intensiv gefärbten, chromatischen Körper. Zur Zeit der ersten Richtungsspindel liegt er immer noch nahe der Eiperipherie und ist stärker herangewachsen (Fig. 11). Die plasmatische Masse, die seine Grundsubstanz bildet, ist noch zu zart, um eine etwaige feine Struktur erkennen zu lassen. Der einheitliche chromatische Körper, den wir vorher im Innern fanden, ist in zahlreiche stark färbbare, kleine Kügelchen zerfallen. Von einer Bildung, die als Mittelstück des Samenfadens oder als Spermacentrosom aufzufassen wäre, konnte ich weder vorher noch auf diesem Stadium etwas feststellen. Eben so wenig ist jetzt, wie auch im ganzen Verlauf der Weiterentwicklung, etwas von einer Samenstrahlung zu sehen. Wenn auch in manchen meiner Präparate die achromatischen Strukturen recht undeutlich waren, so glaube ich doch nicht, dass eine Spermastrahlung vorhanden ist, da sonst eine Andeutung davon doch wohl hätte beobachtet werden müssen.

Zur Zeit der zweiten Richtungsspindel hat der Spermakern ein eigenartiges Aussehen. Man erkennt eine Anzahl blasser Züge, die leicht gebogen und annähernd pararallel neben einander verlaufen. In diese Züge sind zahlreiche feine, gefärbte Körnchen eingelagert, jedenfalls die gleichen chromatischen Körnchen, die wir im vorigen Stadium sahen. Diese Strukturen zeigen uns Fig. 15 und noch besser die stärker vergrößerte Fig. 7. Sehr auffallend ist die Ähnlichkeit, die dieses Bild mit den Stadien der Chromosomenrückbildung hat, die oben geschildert wurden und später bei Besprechung der Theilung der Furchungszellen noch genauer dargestellt werden sollen. Ich stehe daher auch hier nicht im geringsten an, die blassen Züge als Plastin anzusprechen, dem das Chromatin in Gestalt feinster Körnchen eingelagert ist.

Die weiteren Umwandlungen, die der Spermakern nunmehr nach Abtrennung der beiden Richtungskörperchen erleidet, stimmen in sehr merkwürdiger Weise mit den gleichzeitgen Wandlungen des Eikerns überein. Fig. 16 zeigt uns, dass die vorher dicht zusammenliegenden Plastinzüge nun weiter aus einander gerückt sind. In sie sind nicht mehr zahlreiche Chromatinkörnchen eingelagert, sondern genau neun (im Schnitt ist eines nicht getroffen), und von diesen sind acht je paarweise durch Plastinzüge mit einander verbunden.

Wir sehen also vollständige Übereinstimmung mit der Struktur des Eikerns im gleichen Ei. Das Gleiche gilt dann auch für das folgende Stadium, das Fig. 17 darstellt. Hier zeigt auch der Samenkern die Plastinzüge zu einem Gerüst verschmolzen, in dessen Knotenpunkten die chromatischen Kügelchen liegen, die ihr Volumen gleichfalls vergrößert haben. Es sind wiederum neun, die aber nicht mehr ganz gleichartig sind. Vielmehr zeichnet sich eines von ihnen und zwar das am meisten central liegende (Fig. 17 *ck*) durch seine Größe aus. Dieser »centrale Karyomerit des Samenkerns«, wie wir ihn zunächst mit einem nichts präjudicirenden Ausdruck bezeichnen wollen, ist jedenfalls der gleiche, der im vorigen Stadium der neunte unpaare Körper war, da die paarweise Zusammengehörigkeit der übrigen Karyomeriten des Samenkerns später wieder an den Tag tritt.

Bereits in dem folgenden Stadium, in dem der Eikern im Wesentlichen die gleiche Struktur zeigt wie in Fig. 17, abgesehen davon, dass seine Karyomeriten größer und seine Plastinzüge breiter geworden sind, zeigt sich deutlich die besondere Stellung, die der centrale Karyomerit des Samenkerns einnimmt (Fig. 1). Er ist jetzt nämlich so bedeutend größer geworden als die anderen acht Karyomeriten, dass er schon bei schwacher Vergrößerung ins Auge fällt. Auch ist jetzt seine centrale Lage deutlich ausgeprägt und schließlich unterscheidet er sich von den übrigen Karyomeriten auch dadurch, dass er von einem ovalen helleren Hofe umgeben ist. Die anderen acht Karyomeriten liegen auf der Peripherie einer Ellipse, deren Centrum annähernd der große Karyomerit einnimmt, und stehen noch durch sehr blasse Plastinzüge mit einander in Verbindung, welch letztere eben die Peripherie der Ellipse darstellen.

In der Folge verschwinden diese Plastinzüge nun eben so, wie es beim Eikern der Fall war, und die weiterhin angewachsenen Karyomeriten des Samenkerns sind in gleicher Weise von helleren Höfen umgeben, die mit einander in Verbindung stehen. Der centrale Karyomerit hat eine beträchtliche Größe erlangt und liegt inmitten der acht kleineren Kugeln[1], die noch auf der Oberfläche eines Ellipsoids angeordnet sind. (In der Zeichnung ist dies nicht so deutlich, weil die in verschiedenen Ebenen des Schnittes liegenden Kugeln auf eine Ebene projicirt sind. Deutlich erscheint es bei Betrach-

[1] Die Figur zeigt noch ein neuntes, viel kleineres Körnchen, das aber nach allem Sonstigen nicht zu dem Samenkern gehört, vielleicht beim Schneiden aus dem Dotter mitgerissen wurde.

tung des Präparates mit schwacher Vergrößerung.) Eine paarweise Anordnung der kleinen Karyomeriten ist wieder zu erkennen.

Wohl den allermerkwürdigsten Anblick bietet der Samenkern in einem noch etwas älteren Ei (s. Fig. 19). Der centrale Karyomerit hat eine sehr beträchtliche Größe erlangt und liegt inmitten der ebenfalls stark angewachsenen acht kleineren Karyomeriten. Letztere sind um ihn genau auf der Oberfläche einer Halbkugel angeordnet. Sechs von ihnen liegen nahezu in einer Ebene und bilden dadurch einen Halbkreis, dessen Centrum der große centrale Karyomerit einnimmt. Einer liegt im Schnitt ganz hoch (*h*) und scheint dadurch in der Projektion dem Centrum näher zu liegen, während ein anderer ganz tief liegender (*t*) nur angeschnitten ist. Dies Bild ist jedenfalls desshalb merkwürdig, weil es den Gedanken einer centrirenden Wirkung des centralen Karyomeriten besonders nahe legt.

Schon mehrmals wurde die paarweise Anordnung der Karyomeriten des Samenkerns erwähnt. Nirgends aber zeigt diese sich so ausgesprochen als in dem nun folgenden Entwicklungsstadium, das sich in seiner typischen Ausprägung öfters in meinen Präparaten findet und in Fig 26 dargestellt ist. Die acht Karyomeriten des Samenkerns haben sich paarweise gruppirt und bilden vier getrennte Zweiergruppen. Jedes Paar ist in einen gemeinsamen hellen Hof eingeschlossen, die einzelnen Höfe sind aber in verschiedenen Schnitthöhen durch Brücken mit einander verbunden. Der große centrale Karyomerit nimmt wieder die Mitte ein und man hat den Eindruck, als ob die Karyomeritenpaare im Begriff seien radial von ihm weg zu wandern. Dies scheint auch thatsächlich der Fall zu sein und zwar unter gleichzeitigem Auseinanderrücken der beiden jeweils zusammmengehörenden Karyomeriten. Fig. 20 lässt dies erkennen, sie zeigt den Samenkern in einem Schnitt, der annähernd senkrecht zu den vorher abgebildeten geführt wurde. Der centrale Karyomerit liegt daher im Schnitte ganz tief und über ihm die anderen Karyomeriten, die ihre paarweise Anordnung noch zeigen, aber weiter aus einander gerückt sind. (Der fehlende achte Karyomerit liegt im vorhergehenden Schnitt.) In diesem Präparat zeigen denn auch die chromatischen Kugeln die oben beim Eikern erwähnte feine Vacuolisirung mit stark lichtbrechenden Tröpfchen.

Über die nun folgenden Vorgänge, die zur Bildung der ersten Furchungsspindel führen, vermag ich leider nicht viel mitzutheilen. Die Karyomeriten der beiden Gruppen rücken aus einander, so dass

das ganze Ei von ihnen erfüllt wird. Ich habe aber nur ein einziges Mal ein Ei gesehen, bei dem die beiden Gruppen nicht mehr von einander zu unterscheiden waren. Es erscheint mir desshalb eine Verschmelzung von Ei und Samenkern vor der Spindelbildung nicht wahrscheinlich. Auch ZELLER, der diese Vorgänge recht genau beobachtete, wenn auch, ohne sie zu verstehen, konnte dies nicht feststellen. Es ist ferner auch nicht unmöglich, dass in späten Stadien die Karyomeriten durch Theilung ihre Zahl vermehren. Wenigstens lässt das in Fig. 32 wiedergegebene Bild eine solche Deutung zu. Die beiden durch eine feinfaserige blasse Zone verbundenen Karyomeriten (x) erinnern lebhaft an Theilungszustände mancher Protozoen- und Pflanzenkerne.

Ich beobachtete aber auch Eier, bei denen die Zahl der Karyomeriten in beiden Gruppen erheblich vermindert war. In diesem Falle lagen sie in breiten, unregelmäßigen, hellen Höfen, die von einem regelmäßigen, schwach gefärbten Wabenwerk (Kerngerüst) ausgefüllt waren, wie es in gleicher Weise unten für den dem Ruhezustand nahen Kern der Furchungszellen beschrieben werden wird. Vielleicht erreichen also derart Ei- und Samenkern ohne Verschmelzung oder enge Aneinanderlagerung ein Ruhestadium, um dann ein jeder von seiner Seite die Chromosomen zur ersten Furchungsspindel zu bilden.

Wie die letzteren aus den Karyomeriten entstehen, konnte ich nicht beobachten. Der Vorgang wird aber wohl der gleiche sein, wie er später für die Furchungszellen beschrieben werden wird.

So weit die Thatsachen. Was sind nun die Karyomeriten, was bedeutet ihre paarweise Anordnung und was ist der centrale Karyomerit des Samenkerns? Die erste Frage soll erst später beantwortet werden, wenn wir die Bedeutung der Karyomeriten im Zusammenhang besprechen werden. So viel lässt sich aber aus den beschriebenen Thatsachen schon ohne Weiteres entnehmen, dass sie im engsten Zusammenhang mit den Chromosomen stehen. Und in diesem Sinne ist auch ihre paarweise Zusammengehörigkeit zu verstehen. Da die normale Chromosomenzahl des *Polystomum* acht beträgt, so muss der Spermakern vier enthalten. Und nichts ist daher naheliegender als anzunehmen, dass die vier Karyomeritenpaare je einem Chromosom entsprechen. Es würden dann also zwei Karyomeriten zusammen ein Chromosom bilden, eine Zusammengehörigkeit, die auch in ihrer ursprünglichen Verbindung durch einen Plastinzug ausgesprochen erscheint. Ich möchte ferner an die Angabe von WHEELER (49) erinnern, der findet, dass die Chromosomen

im Samenkern von *Myxostoma* zuerst aus je zwei Körnern bestehen. Diese sollen dann verschieden groß werden, das kleinere zerfalle und werde zu einem Chromosom, das andere werde zu einem Nucleolus. Leider habe ich die Umbildung der Karyomeriten zu Chromosomen nicht beobachten können, so dass ich darüber nichts sagen kann. Da aber echte Nucleolen bei Polystomum überhaupt nicht vorkommen, so werden wohl die beiden Karyomeriten in die Bildung eines Chromosoms eingehen, wofür ja auch umgekehrt ihre Entstehung aus den Chromosomen spricht. Für diese Annahme lässt sich auch VAN DER STRICHT's (46) Angabe verwerthen, dass bei *Thysanozoon* die Chromosomen der ersten Richtungsspindel sich in Bläschen umwandeln, die zwei chromatische Körner enthalten, die sich wohl mit den Karyomeriten in unserem Falle vergleichen lassen.

Wesentlich schwieriger gestaltet sich die Deutung des centralen Karyomerites des Samenkerns, da auch dessen weiteres Schicksal nicht verfolgt werden konnte. Dass er wirklich etwas von den anderen Karyomeriten Verschiedenes darstellt, geht, glaube ich, aus seinem bisher beschriebenen Verhalten zur Genüge hervor. Seine unpaare Beschaffenheit, seine außerordentliche Größe, seine centrale Lage lassen darüber keinen Zweifel.

Zunächst könnte man annehmen, dass ihm für den eigentlichen Theilungsvorgang gar keine weitere Bedeutung zukäme. Er würde dann eine Bildung darstellen, welche dem echten Nucleolus vieler Eier entspräche, die also bei der Theilung ohne sichtbare Funktion zu Grunde gehe. Das schönste Beispiel bietet ja hierfür bekanntlich der Nucleolus im unreifen Ei von *Myxostoma*. Meines Wissens wurde aber ein ähnliches Gebilde im Samenkern noch nicht beschrieben. Ich habe auch niemals in der ersten Furchungsspindel Reste eines solchen Körpers gefunden, so dass ich diese Deutung wohl völlig ausschließen kann.

Dagegen scheint mir eine andere Auffassung viel Wahrscheinlichkeit für sich zu haben, wenn sie auch beim ersten Anblick vielleicht etwas abenteuerlich erscheint. Ich vermuthe nämlich, dass der centrale Karyomerit das Centrosom des Samenkerns darstellt, aus dem die Centrosomen der ersten Furchungsspindel hervorgehen. Beweisen kann ich dies zwar nicht, da mir, wie gesagt, die entscheidenden Stadien fehlen; dagegen lassen sich eine Reihe von Gründen anführen, die diese Deutung doch recht annehmbar machen. Wir sahen, dass das Centrosom der ersten Richtungsspindel einen recht rudimentären Charakter hat, während an der zweiten Richtungsspindel mit

Sicherheit überhaupt keine nachzuweisen waren. Dadurch wird es wahrscheinlich, dass hier eben so wie bei den meisten darauf untersuchten Thieren das Furchungscentrosom vom Spermatozoon abstammt. Nun ist es mir niemals gelungen, in der Nähe des Spermakerns irgend etwas zu finden, was einem Centrosom vergleichbar wäre, obwohl diese sonst, z. B. in den Furchungszellen, sehr scharf hervortreten. Ferner war niemals eine Strahlung um den Samenkern zu sehen, woraus man wohl schließen kann, dass das Spermacentrosom sich hier anders verhält, als dies gewöhnlich der Fall ist. Es liegt also nahe, den centralen Karyomeriten in irgend eine Beziehung zum Centrosom zu setzen. Wie wir sahen, wächst derselbe von einer geringen Größe ausgehend, zu beträchtlichem Volumen heran, und bekanntlich wachsen ja auch die Centrosomen bis zu ihrer Theilung heran. Die Größe des centralen Karyomeriten, durch die er sich von den übrigen unterscheidet, stimmt sehr gut mit dem bedeutenden Volumen der Furchungscentrosomen (s. u.) überein. Schließlich spricht auch die merkwürdige centrirende Wirkung des centralen Karyomeriten, die wir oben kennen lernten, wesentlich dafür, in ihm das Centrosom des Samenkerns zu erblicken.

Gegen diese Auffassung könnte man einmal einwenden, dass es doch merkwürdig wäre, wenn das Centrosom noch in einem so weit vorgerückten Entwicklungsstadium hinter dem Samenkern läge oder richtiger im hinteren Theile des Samenkerns. Da aber — die Richtigkeit unserer Annahme vorausgesetzt — das Centrosom sich hier auch erst sehr spät theilt, so ist seine Lage, bevor es beginnt aktiv zu werden, unwesentlich. Und dass es auf den beschriebenen Stadien noch nicht aktiv ist, beweist der Mangel einer Strahlung, wie auch sein färberisches Verhalten. Und aus letzterem ließe sich ein weiterer Einwand gegen meine Auffassung entnehmen. In der That wäre es auffallend, wenn ein Centrosom von solcher Größe sich mit den gewöhnlichen Kernfarbstoffen genau wie Chromatin färbt. Dass dies aber kein wesentlicher Einwand ist, möge ein Hinweis auf die Untersuchungen R. Hertwig's an *Actinosphaerium* (30) zeigen. Hertwig fand, dass hier das Centrosom sich mit Boraxkarmin färbt, als ob es aus chromatischer Masse bestände, meint aber, dass diese überraschende Thatsache an Merkwürdigkeit verliert, wenn man bedenkt, dass es der chromatinhaltige Theil des Kernnetzes ist, welcher bei *Actinosphaerium* das Centrosom liefert. Er weist ferner darauf hin, dass von Hermann (27) ganz ähnliche Dinge bei der Spermatogenese beschrieben wurden (der chromatoide Nebenkörper), und

kommt zu dem Schluss, dass man die Centrosomen in gewissem Sinne Kerne ohne Chromatin nennen kann. Die den Centrosomen bisweilen anhängenden Chromatinreste (Archoplasmaschleifen) betrachtet er daher als Reminiscenzen an die ehemalige Kernnatur des Centrosoma. Dem sei noch hinzuzufügen, dass auch FRANCOTTE (21) angiebt, dass in den Uteruseiern von Polycladen das Centrosom gerade so groß ist wie die Kernsegmente und bei Eisenhämatoxylinfärbung diesen zum Verwechseln ähnlich sieht. Nehmen wir HERTWIG's Auffassung an, so wird uns auch begreiflich, wieso keine Samenstrahlung zur Beobachtung kam, indem wir uns vorstellen, dass das Centrosom aufhört chromatisch zu sein, sobald es in den aktiven Zustand übergeht. Die oben geschilderten Veränderungen des centralen Karyomeriten oder Centrosoms stellten somit seine Wachsthumsperiode dar. Seine Aktivität würde dann jedenfalls erst mit seiner Theilung, die hier sehr spät erfolgte, beginnen.

Schließlich möchte ich noch eine andere Deutung der beschriebenen Thatsachen nicht unerwähnt lassen, die sich im Anschluss an Untersuchungen von EISEN (15) gewinnen ließe. Dieser Autor beschrieb in den Kernen der Spermatogonien von *Batrachoseps* eigenartige, große, stark gefärbte Körper, um die die Lininzüge mit den in besonderer Art angeordneten Chromatintheilen radiär angeordnet waren. Diese »Chromoplasten« sollen dann bei der Bildung der Chromosomen zerfallen und die Theilstücke in letztere eingehen. Eine gewisse Ähnlichkeit zwischen EISEN's Chromoplasten und dem centralen Karyomeriten ist unverkennbar, und später sollen für die Furchungszellen Bildungen beschrieben werden, die auch so gedeutet werden könnten. Wären es die gleichen Bildungen, so müssten sie jedenfalls sich auch im Eikern finden, was aber nicht der Fall ist. Ich neige also vor der Hand der Ansicht zu, dass der centrale Karyomerit mit dem Spermacentrosom zusammenhängt. Hoffentlich wird es einmal gelingen, durch Auffinden der vermittelnden Stadien die Frage zu entscheiden.

Es wurde oben darauf hingewiesen, in welch engen Beziehungen die Karyomeriten zu den Chromosomen stehen. Wie sind nun die merkwürdigen Zahlenverhältnisse dieser Gebilde im Ei- und Samenkern zu verstehen? Wir haben gesehen, dass dem Samenkern acht paarweise angeordnete Karyomeriten zukommen, was sich im Hinblick auf seine Chromosomenzahl vier leicht verstehen lässt. Ganz anders aber der Eikern. Seine Karyomeriten lassen keine paarweise Anordnung erkennen, und ihre Zahl ist eine viel höhere, im Allge-

meinen die doppelte. Da ihm aber nach der Ausstoßung der Richtungskörper auch vier Chromosomen zukommen sollen, so ist die Zusammengehörigkeit von je zwei Karyomeriten zu einem Chromosom hier nicht möglich. Andererseits haben wir gesehen, dass die Karyomeriten des Eikerns genau die gleiche Entwicklung genommen haben, wie die des Samenkerns, so dass ihre Homologie unzweifelhaft ist. Bestände nicht im Samenkern die Beziehung der Karyomeriten zur Chromosomenzahl, so wäre der quantitative Unterschied der beiden Kerne nicht so merkwürdig, da auch z. B. im Echinodermenei Samen- und Eikern sehr verschieden groß sind. Da aber die Karyomeriten des Eikerns, die denen des Samenkerns homolog sind, trotz ihrer größeren Anzahl auch nur vier Chromosomen äquivalent sein können, bleibt mir die Bedeutung dieser Dinge zunächst ganz unverständlich.

Wir kommen schließlich noch zu einem letzten Punkt in der Entstehungsgeschichte des Ei- und Samenkerns, der genügend interessant erscheint, um hier noch besprochen zu werden. Es betrifft dies den Parallelismus der Entwicklung zwischen Ei- und Samenkern. In den neueren Arbeiten über Befruchtung wird meist das Hauptgewicht auf die Reduktionsfrage und das Verhalten der achromatischen Substanzen gelegt, so dass wir wenig Einzelheiten über die Veränderungen von Ei- und Samenkern nach der Bildung der Richtungskörper erfahren. Die Darstellung läuft für den Samenkern gewöhnlich darauf hinaus, dass der Spermatozoenkopf anschwillt, bläschenförmig wird; sein Chromatin findet sich im Inneren des Samenkerns in Gestalt von Brocken, die einem maschigen Kerngerüst eingelagert sind. Aufgefasst wird dieser Vorgang als einfaches Wachsthum des Spermatozoenkopfes, der auf diese Weise seine Kernnatur darthut.

Die oben beschriebenen Vorgänge bei *Polystomum* scheinen mir aber doch weit komplicirter zu sein und eine andere Auffassung zu erfordern, als ein Anwachsen unter Umwandlung in Bläschenform. Wir haben gesehen, dass der Eikern nach der Ausstoßung der beiden Richtungskörper in eigenartiger Weise zum Ruhezustand zurückkehrt. Eingeleitet werden diese Anaphasen durch die Rückbildung der Chromosomen, indem das Chromatin sich zu einzelnen Kügelchen zusammenzieht, die den Plastinzügen eingelagert sind. Letztere treten zu einem Gerüst zusammen, das dann bei dem weiteren Wachsthum der chromatischen Theile verschwindet, wahrscheinlich in diese aufgenommen wird. Nun haben wir gesehen, dass sich im Samenkern

gleichzeitig genau die gleichen Vorgänge abspielen. Der Samenkern erleidet also im Ei Veränderungen, die nach den entsprechenden Vorgängen im Eikern — und wie wir später sehen werden, in den Furchungszellen — als typische Erscheinungen der Anaphase oder regressiven Metamorphose zu deuten sind. Den Beginn dieser Erscheinungen können wir zur Zeit der Bildung des zweiten Richtungskörperchens sehen (Fig. 15 und 7). Der Samenkern befindet sich hier in einem Zustande, der im Theilungsschema dem Spiremstadium entspräche, und nachdem die Chromosomen der zweiten Richtungsspindel begonnen haben, sich in typischer Weise zurückzubilden, zeigt auch der Samenkern genau die gleiche Struktur, die also auch hier als Chromosomenrückbildung zu deuten ist. Es ist dabei ganz gleichgültig, ob zwischen diesen beiden Stadien des Samenkerns noch eines liegt, bei dem wirkliche Chromosomen auftreten oder nicht. Denn einerseits seine Struktur zur Zeit der zweiten Richtungsspindel, andererseits die typische Succession der Anaphasenstadien legen es, glaube ich, unzweifelhaft dar, dass das Spermatozoon in unserem Falle nach seinem Eintritt in das Ei begonnen hat, sich wie ein gewöhnlicher Kern selbständig zu theilen; diese Theilung wurde aber nicht ausgeführt, sondern auf der Höhe des Vorganges sistirt und auf dem für unser Objekt typischen Wege die Rückkehr zum Ruhezustand vollzogen. Eine andere Auffassung lassen die Thatsachen wohl nicht zu.

Aus der Litteratur sind mir eine Anzahl von Fällen bekannt, die darauf schließen lassen, dass auch bei anderen Objekten entsprechende Erscheinungen zu beobachten sind. K. Foot und E. C. Strobell (20) geben die Photographie eines Eies von *Allolobophora foetida*, die den Samenkern aus einer Anzahl kleiner Bläschen zusammengesetzt zeigt, die den durch Umwandlung der Chromosomen entstandenen Bläschen des Eikerns entsprechen. Ferner giebt Lillie (36) für *Unio* an, dass der Samenkern zu einer gewissen Zeit aus einer Anzahl Bläschen besteht, die der Zahl der Chromosomen entsprechen. Später bildet dies sich wieder zurück. Auch von Griffin (23) werden für *Thalassema* ähnliche Abbildungen gegeben und van der Stricht bildet einen in mehrere Brocken zerfallenen Spermakern von *Thysanozoon* ab. Den Verhältnissen bei *Polystomum* am ähnlichsten gestaltet sich der Vorgang bei *Prostheceraeus* nach v. Klinckowström (32), während bei *Physa* nach Kostanecky und Wierzejsky (33) wenigstens die Bläschenform des Spermakerns deutlich wird. Schließ-

lich gehören die von HERFORT (26) bestätigten Angaben von BÖHM (3) über die Spermatomeriten von *Petromyzon* hierher.

Für das Verständnis des Befruchtungsvorganges ist dies aber nicht ohne Bedeutung. Die bekannten Versuche von O. und R. HERTWIG (29), BOVERI (5) u. A. haben gezeigt, dass kernlose Eifragmente sich normal weiter entwickeln, wenn sie befruchtet werden, dass also dem Spermatozoon die Fähigkeit der selbständigen Theilung unabhängig vom Eikern zukommt. BOVERI (4) nimmt danach an, dass das Spermatozoon an sich ein theilungfähiger Kern ist, der nur durch den Mangel an Protoplasma gehemmt ist. Für den Eikern sieht er dagegen die gleiche Hemmung in der rudimentären Beschaffenheit seines Centrosoms und schließt, dass bei dem Befruchtungsvorgang diese beiden Hemmungen sich gegenseitig beseitigen, ein Schluss, der durch die erwähnten Experimente über die »Karyokinese des Spermakerns« (DOFLEIN [13]) fest gestützt erscheint. Und auf diese Auffassung weisen die oben beschriebenen Thatsachen in erhöhtem Maße hin, weil es sich hier um Vorgänge handelt, die durchaus normalerweise in der Entwicklung auftreten.

Wir nehmen also mit BOVERI an, dass der Samenkern ein gewöhnlicher Kern ist, der der selbständigen Theilung fähig ist, sobald er von Protoplasma umgeben ist, das ihm die Entwicklung seines Theilungsapparates erlaubt. Bei dem normalen Befruchtungsvorgang ist mit dem Eintritt des Spermatozoon in das Ei diese Möglichkeit gegeben, und das Spermatozoon beginnt seine Theilung. Bei *Polystomum* war dies aus den Veränderungen der chromatischen Substanzen zu entnehmen, bei anderen Objekten würde ein genaues Verfolgen dieser Vorgänge vielleicht Entsprechendes zeigen. Jedenfalls lässt sich die nach Eintritt des Spermatozoons gewöhnlich erfolgende Theilung des Spermacentrosoms auch in diesem Sinne deuten, ohne teleologische Beziehung auf die Furchungstheilung. Wie wir gesehen haben, wird nun die Theilung des Spermakerns an einem bestimmten Punkte sistirt und wieder rückgängig gemacht. Dies kann aber nur die Folge einer Wirkung des Eikerns sein, da ja das Experiment gezeigt hat, dass der Spermakern seine Theilung ausführt, wenn der Eikern gelähmt oder entfernt ist. Es würde sich dann noch die Frage erheben, warum diese Wirkung des Eikerns erst eintritt, wenn der Theilungsvorgang im Samenkern schon begonnen hat. Der Grund hierfür wäre darin zu suchen, dass bis zu jenem Punkte der Eikern mit der Bildung der Richtungskörper beschäftigt war, woraus sich ergeben würde, dass bei Eiern, die erst

nach der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, derartige Vorgänge nicht auftreten können. Diese Fähigkeit des Eikerns, die Theilung des Samenkerns zu verhindern, ist jedenfalls in ihrer Wirksamkeit von der Entfernung der beiden Kerne abhängig, wie die Erfahrungen bei der physiologischen Polyspermie lehren (s. RÜCKERT[41]). Sie bildet zusammen mit den Eigenschaften des Spermacentrosoms wohl die wichtigsten Faktoren, die die Befruchtung ermöglichen.

Litteratur. Wie schon öfters erwähnt, enthalten die grundlegenden Untersuchungen von ZELLER (54) die einzigen Angaben über die ersten Entwicklungsvorgänge im Ei des *Polystomum*. Die ersten Veränderungen, die er im abgelegten Ei sah, betreffen den Dotter. Ein Theil desselben verdichtet sich zu einer kugeligen Masse, die die Wand des Keimbläschens nach einwärts drängt, so dass dasselbe im Schnitt halbmondförmig erscheint, während gleichzeitig aus dem Keimfleck ein oder mehrere wasserhelle Tröpfchen austreten. Keimbläschen und Keimfleck werden undeutlich und verschwinden, an ihrer Stelle eine homogene, lichte Masse zurücklassend, die sich zu vertheilen scheint, so dass das Aussehen der Eizelle ein gleichmäßiges körniges wird, mit einiger Andeutung einer Strahlenbildung. »Die Gestalt der ursprünglich kugeligen Zelle ist um diese Zeit eine in auffallender Weise niedergedrückte geworden.« Nun tritt im Mittelpunkt der Eizelle ein kugelrundes Körperchen auf, das kleiner und stärker kontourirt ist als der ehemalige Keimfleck. Es soll aus der Verschmelzung zweier kleinerer Körperchen entstehen, welche in beträchtlicher Entfernung von einander entstehen, sich entgegenkommen und vereinigen. Nach Kurzem ist dies Körperchen aber nicht mehr zu erkennen und statt seiner treten nahe der Peripherie und durch die Länge eines größten Durchmessers von einander getrennt zwei kleine Häufchen von bläschenförmigen Kernen mit Kernkörperchen auf. Anfangs sehr klein und undeutlich wachsen sie rasch und scheinen hell durch die körnige Dottermasse hindurch. »Sie vermehren sich und bilden schließlich zwei ganz ansehnliche Häufchen, welche wohl einander nahekommen, sich aber nicht vereinigen.« Bevor die Theilung der Eizelle beginnt, löst sich dann die ganze Menge der gebildeten Kerne wieder auf. Die meisten dieser Angaben ZELLER's lassen sich ohne Weiteres mit der oben gegebenen Darstellung in Beziehung setzen, so die Einbuchtung des Kerns durch die entstehende Attraktionssphäre (Fig. 3), Austreten von Tröpfchen aus dem Nucleolus (Fig. 13), Abflachung des Eies, während der Kern verschwunden ist, das ist zur Zeit der ersten Richtungsspindel (Fig. 11), schließlich die Entstehung und Ausbildung der Ei- und Samenkaryomeriten. Was allerdings das Auftreten der beiden starkkontourirten Kugeln und ihre Vereinigung darstellen soll, vermag ich nicht zu sagen. Sollte vielleicht ZELLER das dem Ei aufliegende Richtungskörperchen für im Ei liegend angesehen haben? Jedenfalls hat ZELLER in Anbetracht der außerordentlichen Schwierigkeit des Objekts und der mangelhaften Hilfsmittel jener Zeit ungewöhnlich scharf beobachtet.

Oben wurde bereits darauf hingewiesen, dass auch bei den digenetischen Trematoden die Einzelheiten des Befruchtungsvorganges noch in Dunkel gehüllt sind. Die einzigen diesbezüglichen Angaben stammen von v. LINSTOW (37) für *Distomum cylindraceum*. Dicht neben der Keimzelle soll ein gefärbter Kern liegen, das veränderte Samenfädchen. Später erscheinen dann der Kern der

Keimzelle und des Samenkörperchens gleich groß. Sowohl diese dürftigen Angaben als auch die Abbildungen lassen es aber unwahrscheinlich erscheinen, dass es sich hier wirklich um die Beobachtung eines Befruchtungsvorganges handelt.

B. Die Theilung der Furchungszellen.

I. Die erste Furchungsspindel und die mitotische Figur der Furchungszellen.

In dem nunmehr folgenden zweiten Abschnitt dieser Arbeit soll zur Ergänzung der obigen Beschreibung Einiges über die Zelltheilung in den Furchungszellen mitgetheilt werden. Ich möchte dabei aus Zweckmäßigkeitsgründen nicht den gewöhnlichen und natürlichen Gang der Darstellung — vom Ruhezustand zum Ruhezustand — einschlagen, sondern von der ersten Furchungsspindel ausgehend zuerst die Erscheinungen auf der Höhe des Theilungsvorganges schildern. Es folgt dann die Darstellung der Anaphasen [1] und des Ruhekerns und mit der Betrachtung der Prophasen kehren wir zum Ausgangspunkt zurück. Dieser Gang der Darstellung schien mir desshalb der geeignetste, weil er einmal den besten Anschluss an das Vorausgegangene giebt; sodann aber ist das Ausgehen vom Ruhekern ungeeignet, weil in den Furchungszellen einer gewissen Größe, wie sie natürlich der Darstellung zu Grunde liegen, ein eigentliches Ruhestadium nicht erreicht wird.

Die erste Furchungsspindel zeigt uns deutlich die acht Chromosomen zur Äquatorialplatte angeordnet. In Fig. 27 ist ein senkrecht zur Spindelachse geführter Schnitt nach einem Eisenhämatoxylinpräparat dargestellt, der die gesammte Äquatorialplatte enthält und die acht langen, fadenförmigen Chromosomen sehr schön zeigt. Einen der Spindelachse parallel verlaufenden Schnitt zeigt uns Fig. 21 [2], in der die in der Äquatorialebene angeordneten Chromosomen angeschnitten oder in Profilansicht erscheinen. Besser erkennen wir die Anordnung der achromatischen Theile. Die an den Polen liegenden Centrosomen bilden in gewöhnlicher Weise den Mittelpunkt der Polstrahlungen und sind durch die in Form eines Doppelkegels ausgebildete Spindelfigur mit einander verbunden. Die feinere Struktur der Strahlungen ist bei der Vergrößerung, die unsrer

---

[1] Anaphasen = Anaphasen + Telophasen (Wilson).

[2] Die Abbildung ist aus zwei auf einander folgenden Schnitten, deren jeder einen Spindelpol enthält, kombinirt.

Figur entspricht, nicht zu erkennen und wird, wie immer wieder betont werden muss, erst bei Anwendung der stärksten Vergrößerungen (2 mm Apochr.-Imm., Comp.-Oc. 12 u. 18) und einer starken künstlichen Lichtquelle deutlich. Es zeigt sich dann, dass in dem ganzen Plasma nirgends — Centrosomen und Chromosomen ausgenommen — ein besonders differenzirter Theil irgend welcher Art zu finden ist, dass also selbständige achromatische »Fäden« durchaus nicht bestehen. Die Strahlenfigur erweist sich vielmehr als der Ausdruck einer besonderen Anordnung des feinwabig strukturirten Plasmas in genau der gleichen Weise, wie es von BÜTSCHLI (9) und v. ERLANGER (16) beschrieben worden ist und auch in neuester Zeit von verschiedenen Forschern für die verchiedensten Objekte angegeben wurde [z. B. DOFLEIN (14), FRANCOTTE (21), HERFORT (26)]. Die Alveolen sind im Bereich der Strahlenfigur in Reihen angeordnet und täuschen so bei ungenügender Vergrößerung Radien vor. Da übrigens der schwächer lichtbrechende Wabeninhalt wesentlich umfangreicher ist als die gefärbte Wabenwand, so erscheinen auch schon bei mäßiger Vergrößerung die Strahlen gewöhnlich nicht als blasse Fäden, sondern als helle Furchen.

Besonderes Interesse verdienen die Centrosomen, über deren Herkunft ich leider nichts anzugeben vermag. Ich halte mich dabei an die von BOVERI (6) neuerdings wieder festgelegte Nomenclatur und bezeichne die großen, die Pole einnehmenden Kugeln als Centrosomen, die differenzirten Körner in ihrem Innern als Centriolen. Dass in der That die großen Gebilde die Centrosomen sind und nicht etwa mit VAN BENEDEN (2) als die Markschicht der Attraktionssphäre zu betrachten sind, geht für mich daraus hervor, dass sie mit scharfem Kontour von dem sie umgebenden hellen Hof (der Rindenschicht der Attraktionssphäre VAN BENEDEN'S) abgesetzt sind; dass sie ferner an Präparaten, in denen sie sich durch die Färbung von dem Plasma gar nicht unterscheiden, doch bei sorgfältiger Beobachtung durch ihr stärkeres Lichtbrechungsvermögen aufgefunden werden. (BOVERI giebt an, dass er sie am ungefärbten Präparat bei Betrachtung in Wasser auf das deutlichste sieht.) Ferner nimmt das ganze Gebilde bei Färbung mit Boraxkarmin-Bleu de Lyon einen von der Farbe des Plasmas abweichenden blauen Ton an. Welche bedeutende Größe die Centrosomen hier erlangen können, ist z. B. auch aus Fig. 23 zu ersehen. Das abgebildete Präparat der ersten Furchungsspindel lässt im Innern der Centrosomen je eine Centriole erkennen, die als homogenes Kügelchen erscheint. Ge-

wöhnlich habe ich sie nicht sehen können, will aber darauf keinen Werth legen, da ja die für ihr Studium wichtige Eisenhämatoxylinmethode wenig zur Anwendung kam. Das Centrosom selbst erscheint niemals homogen, sondern zeigt eine feine Struktur, die ich als eine schaumige deute. In dem kleineren Centrosom der Fig. 21 hat es den Anschein, als ob um die Centriole nur eine einzige Reihe von wenigen Waben mit radiär gestellten Wänden läge, deren dickere Außenwand kapselartig das Centrosom begrenzt. Der das Centrosom umgebende helle Hof besteht aus einer Lage Alveolen, die in der Fortsetzung der Strahlen liegen.

Das Merkwürdigste aber an den beiden Centrosomen ist ihr auffallender Größenunterschied, der nicht etwa durch schiefe Schnittrichtung vorgetäuscht wird. Es fragt sich nun, ob dieser Erscheinung eine Bedeutung zukommt und diese Frage ist zu bejahen. Es hat sich ergeben, dass die Größe des Centrosoms der Größe der durch die Theilung entstehenden Tochterzellen proportional ist. Diese Regel stimmt für die ganze Embryonalentwicklung des *Polystomum* und soll wegen des Interesses, das jene Erscheinung beansprucht, an einigen weiteren Beispielen illustrirt werden. Dass die erste Theilung der Eizelle zur Entstehung zweier ungleich großer Zellen führt, ist aus der Abbildung eines solchen Zwei-Zellenstadiums in Fig. 22 ersichtlich. Von diesen zwei Zellen theilt sich nun die größere wieder in eine größere und eine kleinere, wie aus der Abbildung des Drei-Zellenstadiums in Fig. 25 hervorgeht. In Fig. 22 sehen wir nun die Spindel zu dieser Theilung und erkennen, dass an dem Pole, der der kleineren Zelle angehören wird, auch das kleinere Centrosom liegt, während der entgegengesetzte Pol ein größeres, in diesem Fall eiförmiges Centrosom besitzt. Diese Form des Centrosoma, und zwar gerade des größeren, kam übrigens mehrmals zur Beobachtung; die Längsachse des Ovoid war aber nicht immer der Spindelachse parallel, wie in dem abgebildeten Fall. Vielleicht deutet diese Form den Befunden Boveri's (6) gemäß eine beginnende Theilung des Centrosoms an. In sehr drastischer Weise ist der Größenunterschied noch an dem in Fig. 23 abgebildeten Schnitt durch ein Sechs-Zellenstadium zu erkennen. (Der Schnitt enthält die abgebildeten vier Zellen fast vollständig, die Centrosomen sind also nicht angeschnitten.) Diese drei Beispiele, die ich durch Furchungszellen jeder Größe nach Belieben vermehren könnte, werden genügen, um die Thatsache an sich sicherzustellen.

Die Frage nach dem Grunde der inäqualen Zelltheilung ist viel-

fach diskutirt worden. Auf die einfachste Weise schien sie durch O. HERTWIG theoretisch (28) wie experimentell gelöst zu sein, der die Größe der Zellen mit der ungleichen Vertheilung der Dottermassen in Zusammenhang brachte. Die nicht allgemeine Gültigkeit dieser Regel ist dann von JENNING's (31), ZUR STRASSEN (57), ZIEGLER (55, 56), WILSON (52) u. A. ausführlich erörtert worden. Sie alle führten zahlreiche Beispiele an, bei denen trotz gleichmäßiger Dottervertheilung doch ungleiche Theilung eintritt, vor Allem auch die Bildung der Richtungskörper. Eine positive Erklärung versuchte keiner, indem ZUR STRASSEN nur unbekannte innere Ursachen annahm, während JENNINGS teleologisch die späteren morphogenetischen Processe dafür verantwortlich macht. Auch ZIEGLER führte nur den neuen Begriff der heterodynamischen Centren ein, womit allerdings der Schwerpunkt auf die Wirkung der Centren verlegt war. Auch CONKLIN (11) zog die Wirkung der Centren in Betracht, aber derart, dass er annahm, dass der Grund zur ungleichen Theilung in einer excentrisch gelegenen Spindel zu suchen sei; hierdurch würde die Größe des wirkenden Asters bestimmt, die von der Größe des cytoplasmatischen Areals abhängig ist, das in den Wirkungskreis des Centrosoms fällt. Den Grund für die excentrische Stellung der Spindel sucht er später (12) in Strömungen des Plasmas. Auch FRANCOTTE (21) hat sich dieser Ansicht angeschlossen, auf Grund seiner oben erwähnten Erfahrungen über die Größe der Richtungskörper. Dass diese Erklärung nicht allgemeingültig ist, beweist ein Blick auf unsere Fig. 14, die die das ganze Ei durchziehende erste Richtungsspindel zeigt. In neuester Zeit hat LILLIE (36) im Anschluss an CONKLIN eine proportionale Vertheilung der Sphärensubstanz angenommen. Aber diese »inequality of centers and asters is an effect, not a cause, of unequal cleavage«. Eine Differenz der Pole hat er, so lange die Spindel im Centrum der Zelle steht, vergebens gesucht. Die Frage nach einer möglichen Größendifferenz der beiden Centrosomen ist in neuester Zeit auch von BOVERI (6, p. 113) discutirt worden: »Die Vermuthung liegt nahe, dass da, wo zwei Schwesterzellen in ihren Qualitäten, vor Allem aber in ihrer Größe verschieden sind, eine Verschiedenheit der Centrosomen das Bedingende sein könnte. Halten wir uns in dieser Frage an das, was zu sehen ist, so ist mir weder aus eigener Erfahrung noch aus der Litteratur ein Fall bekannt, wo, etwa bei . . . . der Entstehung von Mikromeren, die Schwestercentrosomen bei ihrer Entstehung sich verschieden dargestellt hätten. Auch bei der ersten Theilung des *Ascaris*-Eies, das.

wenigstens erscheint sie so nach Osmiumbehandlung, während sie nach Einwirkung von Essigsäure im Gegentheil dunkler erscheint. Auch dies spricht dafür, dass es sich um eine Ansammlung homogeneren Plasmas handelt, das wenig oder gar keine Fettbestandtheile enthält. In größeren wie kleineren Furchungszellen erscheint diese dunklere Plasmazone oft als ein zusammenhängender peripherer Mantel, der wie ein Exoplasma sich um ein die mitotische Figur enthaltendes Endoplasma herumlegt. Besonders merkwürdig erscheint es in der in Fig. 24 abgebildeten Zelle aus einem 30-Zellenstadium. Die beiden Tochtersterne sind hier bereits bis dicht an die etwas abgeplatteten Centrosomen gerückt. Die beiden Zellpole werden von je einer ziemlich scharf abgegrenzten, im optischen Schnitt bügelförmigen Kappe solchen dichteren Plasmas eingenommen. Vielleicht gehört diese Erscheinung in die gleiche Reihe mit den von WHITMAN für *Clepsine* (50) und von FOOT für *Allolobophora* (17, 18) beschriebenen »polar rings«, wenn es sich in diesen Fällen auch um Erscheinungen handelt, die mit der Richtungskörperbildung und Befruchtung zusammenhängen. Nach FOOT (18) hängen allerdings diese Dinge mit dem Dotterkern zusammen, was für unser Objekt ausgeschlossen ist.

II. Die Anaphasen.

Nachdem die Chromosomen auf die Tochterzellen vertheilt sind, beginnt die Rekonstitution des Ruhekernes, wenn auch in den meisten größeren Furchungszellen ein vollständiges Ruhestadium nicht erreicht wird. Diese Anaphasen verlaufen nun nicht nach dem gewohnten Schema, sondern in der gleichen eigenthümlichen Weise, die wir oben für die Ausbildung von Ei- und Samenkern beschrieben haben. Die ersten Veränderungen, die zur Rückbildung der Chromosomen in den Tochterzellen führen, sind auf Fig. 30 zu erkennen, die eine Furchungszelle direkt nach der Theilung darstellt. Es ist nur die eine Tochterzelle gezeichnet, die von der anderen noch nicht vollständig getrennt ist. Die Zelle liegt so, dass sie nicht genau im Profil gesehen ist, so dass ein Chromosom über dem großen noch vorhandenen Centrosom liegt. Man erkennt, dass die Chromosomen sich verlängert haben, gewissermaßen in der Längsrichtung aus einander geflossen sind. Dies betrifft aber nur die Plastingrundlage der Kernsegmente, während das Chromatin sich zu feinen Kügelchen zusammengezogen hat, die in den Plastinzügen liegen. In einem deutlich gesonderten solchen Zug, dem, der über dem Centrosom liegt,

zähle ich 5 Chromatinkugeln. Ob jedes Chromosom die gleiche Zahl bildet, ist schwer zu sagen, zumal die Plastinzüge, die den übrigen Chromosomen entsprechen, wohl nicht mehr getrennt verlaufen, sondern schon mit einander verschmelzen. Die Ähnlichkeit dieses Bildes mit den früher bei dem Befruchtungsvorgang geschilderten Verhältnissen leuchtet wohl sofort ein.

Genau so wie es nun oben für die Bildung von Ei- und Samenkern geschildert wurde, treten bei der weiteren Entwicklung die Chromatinkörnchen in den Vordergrund, indem sie sich durch mächtiges Anwachsen zu jenen merkwürdigen Karyomeriten umbilden. Einen ersten Schritt in dieser Richtung erkennt man an den beiden Zellen A_1 und A_2 des Dreizellenstadiums Fig. 25. In den beiden erst kürzlich aus der Theilung hervorgegangenen Zellen sind die Polstrahlungen noch schwach vorhanden, ferner auch zarte Verbindungsfasern angedeutet. In die blassen und homogen erscheinenden Plastinzüge sehen wir die Chromatinkügelchen eingelagert, die schon eine gewisse Größe erlangt haben und jetzt wieder als Karyomeriten bezeichnet werden sollen. Ihre genaue Zahl vermag ich nicht anzugeben, weil mir der folgende Schnitt fehlt. Bei der beträchtlichen Schnittdicke dürfte aber wenigstens der größte Theil im Schnitt vorhanden sein und die Zahl um 16 schwanken. Die bei Fig. 30 besprochenen Chromatinkörnchen werden also wohl nicht sämmtlich zu Karyomeriten, sondern verschmelzen jedenfalls zum Theil. In der größeren Zelle A_1 sind die bereits breiter und weniger scharf begrenzt erscheinenden Plastinzüge annähernd parallel angeordnet. In der Zelle A_2 dagegen erscheinen sie eigenthümlich radienartig angeordnet, mit spitzen Enden nach dem Pol zu konvergirend, peripher zu breiten Straßen zusammenfließend. Man hat den Eindruck, dass das Plastin der Richtung der Radien entlang aus einander fließe.

Nunmehr wachsen die Karyomeriten, genau wie früher beschrieben, zu beträchtlicher Größe heran, wobei sie einen großen Theil der Zelle einnehmen. Besonders in Furchungszellen mittlerer Größe erscheinen sie dann zunächst als ein Haufen annähernd gleich großer intensiv gefärbter Kugeln. Das Plastin ist wieder verschwunden und die Karyomeriten liegen in helleren Höfen, die ohne scharfe Grenze in das umgebende Plasma wie in einander übergehen. Fig. 28 zeigt eine solche Zelle aus einem 12-Zellenstadium. Das Centrosom ist hier mit schwacher Andeutung einer Strahlung noch erhalten. Fig. 36 zeigt ferner zwei solcher Zellen, die als Schwesterzellen anzusehen sind. Sie sind vollständig erfüllt von Karyomeriten verschiedener Größe, die

von ihren hellen bläschenartigen Höfen umgeben sind. Alle diese Höfe sind, wie es scheint, zu einem großen traubigen Gebilde verschmolzen.

Sehr häufig nun findet man, dass unter den Karyomeriten zwei zu besonderer Größe heranwachsen und dann auch stark vacuolisirt werden. Diese liegen dann, wie aus Fig. 29 und 31 erkannt werden kann, an entgegengesetzten Polen des Eies. Die übrigen kleinen Karyomeriten liegen in diesem Fall — stets von ihren helleren Höfen umgeben — nahe der Zelloberfläche und lassen das Centrum der Zelle frei (Fig. 31). Ich habe Zellen beobachtet, bei denen sämmtliche Karyomeriten einen Ring dicht unter der Oberfläche bildeten und den größten Theil der Zelle frei ließen. Sehr auffallend ist, dass in diesen Stadien die kleinen Karyomeriten immer zu Paaren angeordnet sind. Dies erinnert, im Verein mit dem Auftreten der großen Karyomeriten, lebhaft an die oben beschriebenen Verhältnisse des Samenkerns und legt auch hier den Gedanken nahe, dass je ein Paar der kleinen Karyomeriten einem Chromosom entsprechen könne. Leider vermag ich dies nicht bestimmt anzugeben. Die Zahl der Paare ist allerdings immer annähernd die gleiche, wie die der Chromosomen, scheint aber nicht ganz konstant. So enthält die in Fig. 29 abgebildete Zelle sieben Paare (im Schnitte liegen sechs davon), die Zelle in Fig. 31 hat acht Paare und ferner noch das kleine stark-gefärbte Kügelchen nahe dem einen großen Karyomerit und bei wieder einer anderen Zelle konnte ich neun Paare zählen. Es sei noch hinzugefügt, dass ich solche Bilder nur in größeren Zellen gesehen habe. In den kleineren Zellen scheint die Bildung des ruhenden Kernes sehr schnell vor sich zu gehen, nachdem einmal ein Stadium erreicht ist, wie es in Fig. 36 abgebildet ist. Es kann aber auch nicht bestimmt behauptet werden, dass die größeren Zellen dieses Stadium stets durchlaufen, da sich viel häufiger Zellen fanden, in denen die Karyomeriten regellos im Plasma vertheilt waren. Welche Bedeutung schließlich den beiden großen Karyomeriten zukommt, ist schwer anzugeben. Ein nicht ganz unwahrscheinlicher Erklärungsversuch soll später gegeben werden.

Bei einem den Figg. 28 und 36 entsprechenden Stadium, bei dem die die Karyomeriten umhüllenden hellen Bläschen mit einander zu einer traubigen Masse verschmolzen sind, kann man bereits von einem Kern reden. Wenn aber die Karyomeriten so unregelmäßig in der ganzen Zelle zerstreut sind, wie es bei den meisten größeren Zellen der Fall ist, muss erst ein Zusammenschluss zur Bildung des Kernes erfolgen. Dies geschieht dann, indem die Höfe sich gruppenweise zu

unregelmäßig lappigen Gebilden vereinigen, die dann ihrerseits wieder mit einander zu einem einheitlichen Kern verschmelzen. In der in Fig. 29 abgebildeten Zelle scheint es, dass die Höfe zu der helleren Zone verschmolzen sind, die das ganze Innere der Zelle einnimmt und — im Präparat nicht deutlich sichtbare — periphere Fortsätze entsendet, in denen die Karyomeriten liegen. Jedenfalls resultirt immer ein großes, vielfach gelapptes und gebuchtetes Gebilde, das im gefärbten Präparat hell erscheint und scharf — wenn auch ohne Membran — vom umgebenden Plasma abgesetzt ist, indem es immer den größten Theil der Zelle ausfüllt (Fig. 37). Das Innere des Kernraumes, wie wir jetzt wohl sagen können, zeigt die gleiche schaumige Struktur wie das Plasma der Zelle, nur ist sie hier viel lockerer, was auch das helle Aussehen bedingt. Im Inneren liegen die Karyomeriten verschiedener Größe regellos, deren Zahl im Anfang dieselbe ist wie in früheren Stadien. Mit fortschreitender Ausbildung des Ruhekernes nimmt aber ihre Zahl ab, und es treten drei besonders große Kugeln immer mehr hervor, die drei Nucleolen des ruhenden Kernes. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass diese in Beziehung stehen zu den großen Karyomeriten, die oben (s. Fig. 29 und 31) beschrieben wurden und die auch in 3-Zahl vorkommen können, wie Fig. 29 beweist, die bei *k* den dritten im Anschnitt zeigt. Es ist mir unmöglich anzugeben, was aus den Karyomeriten wird. Es wäre ja möglich, dass sie zur Bildung der drei Nucleolen verschmelzen — die großen Karyomeriten wären dann gewissermaßen als Centren des Vorganges zu denken — und es sind mir in der That auch Bilder vorgekommen, die darauf hindeuten können. Wahrscheinlicher ist aber, dass sie wenigstens zum Theil ihr Chromatin zum Aufbau des Kerngerüstes verwenden, in dessen Maschen feine Chromatinkörnchen eingelagert sind. Die Ausbildung des Kerngerüstes geht jedenfalls so vor sich, dass das Wabenwerk des Kernraumes sich immer mehr auflockert und dann die chromatischen Körnchen und wohl auch das Plastin der Karyomeriten in sich aufnimmt.

Ein vollständiger Ruhekern wird, wie erwähnt, bei den größeren Zellen meistens nicht ausgebildet. Die neue Theilungsfigur kann dann bereits wieder auftreten, wenn ein Stadium erreicht ist, das dem der Fig. 29 oder 36 entspricht. Kerne mit viellappigem, blassem Aussehen, die auch schon ein lockeres Kerngerüst besitzen, kommen vielfach auch in den großen Furchungszellen vor. Niemals habe ich aber dort Ruhekerne von runder oder ovaler Gestalt mit den typi-

schen drei Nucleolen gesehen. In Fig. 33 sei noch ein 3-Zellenstadium mit der Ruhe nahen Kernen abgebildet, die durch ihre regelmäßige Lappung und die merkwürdige excentrische Lage auffallen. In kleineren Furchungszellen finden sich dann sehr große, kugelige oder ovale Kerne, die den größeren Theil der Zelle einnehmen (Fig. 40). Sie besitzen ein regelmäßiges, grob-alveoläres Kerngerüst mit eingelagerten Mikrosomen und die drei großen Nucleoli.

III. Die Prophasen. Die Karyomeriten und ihre Bedeutung.

Um zu unserem Ausgangspunkt zurückzugelangen, wäre schließlich noch die Bildung der Theilungsfigur aus dem ruhenden Kern zu besprechen. Leider ist das, was ich darüber mittheilen kann, recht wenig, wenn auch nicht ganz so dürftig, wie die Angaben über die entsprechenden Stadien des ungefurchten Eies. Um die sogenannten achromatischen Theile, Spindel und Centrosom gleich vorwegzunehmen, sei bemerkt, dass das Centrosom immer erst zu sehen ist, wenn der Kern bereits aufgehört hat, als solcher zu existiren. Es liegt in diesen Fällen als große, blasse Kugel inmitten einer dunkler gefärbten strahligen Attraktionssphäre. Seine Theilung habe ich nicht beobachtet, sie muss aber schon ziemlich früh vor sich gehen, da die beiden Centrosomen bereits vor Ausbildung der Chromosomen ihren Platz an den Polen der Strahlung eingenommen haben (Fig. 39). Die Spindel selbst dürfte wegen ihrer so frühzeitigen Ausbildung von der Substanz des Kernes unabhängig sein.

Die Bildung der Chromosomen scheint, wenn auch nicht dem Wesen, so doch der Form nach verschieden zu sein bei den Zellen, die sich schnell weiter theilen, ohne einen Ruhekern zu bilden und denjenigen, die zuvor völlig zur Ruhe zurückkehren. Für den ersten Fall liegt mir nur ein Präparat vor, das in Fig. 34 abgebildet ist. In der größeren Zelle liegen die Karyomeriten zerstreut inmitten ihrer hellen Höfe, die noch nicht so scharf vom umgebenden Plasma abgegrenzt sind, wie auf späteren Stadien. An fünf dieser Karyomeriten sind nun feine gefärbte Fäden angeheftet, die aus ihnen herauszuwachsen scheinen, und innerhalb der hellen Höfe liegen. Bei *a* sehen wir einen solchen mehrmals geknickten Faden von ziemlicher Länge. Bei *b* haben wir einen solchen U-förmig gebogenen Faden, der mit beiden Enden dem Karyomeriten anzuhaften scheint. Ich glaube dies bestimmt als ein Stadium der Chromosomenbildung deuten zu müssen. Wie man sich den Vorgang im Einzelnen vorstellen kann, ist allerdings schwer zu sagen. Ob alle

Karyomeriten in der Bildung der Chromosomen aufgehen, wie viele derselben sich an der Bildung eines Chromosoms betheiligen und wie die zerstreut entstehenden Chromosomen zur Bildung der Äquatorialplatte zusammentreten, haben weitere Untersuchungen festzustellen. In der Bildung der Chromosomen aus den Karyomeriten glaube ich den gleichen Vorgang sehen zu müssen, den CARNOY und LEBRUN (10) bei der Entstehung der Chromosomen aus Nucleolen im *Triton*-Ei beschrieben.

Was über die Chromosomenbildung in den kleineren Zellen mit vollständigem Ruhestadium des Kernes zu ermitteln war, zeigen die Figg. 35, 38 u. 39. Fig. 38 u. 39 stellen ungefähr das gleiche Stadium dar; der Schnitt Fig. 39 ist parallel der Längsachse der Spindel geführt, der Fig. 38 dargestellte dagegen senkrecht dazu, so dass die beiden Spindelpole mit den Centrosomen im vorhergehenden und im folgenden Schnitt liegen. In beiden Präparaten sind noch zwei der drei großen Nucleolen des Ruhekerns erhalten, haben jedoch ein anderes Aussehen angenommen. Sie sind nicht vacuolisirt und machen den Eindruck, als ob ihre färbbare Masse nur als dünne Schale einen blassen Kern einschließe. In Fig. 39 sehen wir bei *k* einen halbkugeligen blassen Körper mit stärker gefärbter Randzone. Ich glaube ihn als Rest des dritten Nucleolus ansprechen zu müssen. Eine vielleicht eben so aufzufassende Bildung findet sich bei *k* in Fig. 38 als blasses Kügelchen mit dunklerem Kontour. In beiden Figuren sehen wir nun, dass die Nucleolen in einer merkwürdigen, ziemlich stark tingirten Substanz liegen. Fig. 38, die sie in der Flächenansicht zeigt, lässt erkennen, dass sie als eine unregelmäßige Platte den Äquator der Zelle einnimmt. Sie besteht, wie der Vergleich mit der Profilansicht in Fig. 39 lehrt, aus einer Anzahl wolkenartiger Flecken, die durch schmälere Züge mit einander in Verbindung stehen. Bei *c* in Fig. 38 sind diese Züge strahlenartig um ein Centrum angeordnet, so dass man, wären die anderen Schnitte mit den Centrosomen nicht da, glauben könnte, die Bildung dieser letzteren vor sich zu haben. Ihre Entstehung muss diese dunkle Substanz aus dem Kerngerüst genommen haben, welchen Theilen desselben sie aber entspricht und wie sie daraus hervorgegangen ist, lässt sich nicht sagen. Sie ist jedenfalls eine entsprechende Bildung, wie sie oben vor der Entstehung der ersten Richtungsspindel beschrieben wurde. In diese Substanz nun sieht man in Fig. 38 feine gefärbte Körnchen und Fädchen eingelagert, die ich mit der Bildung der Chromosomen in Zusammenhang bringen möchte. Deutlicher ist dieser

Zusammenhang in Fig. 39, wo man bei *ch* deutlich feine gebogene Fäden und Schleifen von körnigem Aussehen erkennt. Noch besser zeigt diesen Zusammenhang aber Fig. 35, die ein etwas fortgeschritteneres Stadium vorstellt. Es ist nur noch einer von den Nucleolen erhalten und die dunkel gefärbte Masse grenzt sich nicht mehr scharf vom übrigen Plasma ab. In ihr liegen mehrere gewundene, intensiv gefärbte Fäden, die die Anlage der Chromosomen darstellen. Im Übrigen sei hier auch auf Fig. 9 hingewiesen, die die Chromosomenbildung im reifenden Ei darstellt und unverkennbare Ähnlichkeiten mit dem eben beschriebenen darbietet (s. p. 10). Wie man sich die Betheiligung der verschiedenen Kernsubstanzen bei der Bildung der Chromosomen denken kann, ist schwer zu sagen. Zunächst scheint es mir sicher, dass die Chromosomen wenigstens zum Theil aus der Nucleolensubstanz hervorgehen. Ob diese sich dabei erst auflöst, oder ob sie die Chromosomen in ähnlicher Weise aus sich hervorgehen lässt, wie es für die Karyomeriten anzunehmen ist, weiß ich nicht. Wahrscheinlich werden sich aber auch Theile des Kerngerüstes betheiligen, das ja wohl auch Substanz der ehemaligen Karyomeriten enthält. Jedenfalls bleibt hier noch sehr viel aufzuklären.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, noch einige Bemerkungen über die Karyomeriten anzuknüpfen, die ja in dieser Untersuchung eine wichtige Rolle spielen. Was zunächst den Terminus betrifft, so entnehme ich ihn, wie erwähnt, einer Arbeit von Böhm (3) über *Petromyzon Planeri*. Hier soll nach diesem Autor der Spermatozoonkopf in eine Anzahl Kügelchen zerfallen, die Spermatomeriten, dasselbe thut der weibliche Vorkern, indem er in Ovomeriten zerfällt, und die ihrer Herkunft nach nicht mehr zu unterscheidenden Bläschen des Furchungskerns sind die Karyomeriten. Bei einer erneuten Untersuchung des gleichen Gegenstandes vermochte nun Herfort (26) diese Gebilde nicht zu finden, abgesehen von den Spermatomeriten auf gewissen Stadien, und glaubt daher, dass sie nicht vorhanden sind. Die principielle Übereinstimmung mit den oben beschriebenen Dingen scheint mir aber so groß, dass ich es nicht für unmöglich halte, dass Herfort die betreffenden Stadien entgangen sind.

Böhm bespricht übrigens in seiner Arbeit auch die bekannten Angaben von Platner (39) über *Arion*, dessen »Karyosomen« er als seinen Meriten entsprechende Bildung erachtet. Ich glaube, dass dies in der That der Fall ist, trotz der merkwürdigen Angaben von Platner über ihre Bedeutung. (Er glaubt, dass aus ihnen die Spindelfasern entstehen.)

Das, was ich als Karyomeriten bezeichne, umfasst also auch die Böhm'schen Spermato- und Ovomeriten. Man möge aber den Ausdruck Karyomerit nicht als einen scharf definirten Begriff ansehen. Denn das, was ich so bezeichne, sind jedenfalls sehr verschiedenartige Gebilde, also z. B. die großen und kleinen Formen, solche, die direkt aus den Chromosomen hervorgehen, und solche, die durch Verschmelzung oder Theilung anderer entstehen. Ich verwende die Bezeichnung also gewissermaßen im weiteren Sinne und provisorisch, um über die Natur der betreffenden Gebilde nichts zu vindiciren, etwa in gleicher Weise, wie man von Nucleolen im weiteren Sinne sprechen kann, ohne Werth darauf zu legen, ob sie Chromatin- oder Plastinnucleolen etc. sind. Ferner bezeichne ich ja auch mit Karyomerit nur die gefärbten Kugeln, während die Böhm'schen Meriten wohl den Kugeln sammt ihren Höfen entsprechen.

Betrachten wir das Allgemeine des Vorganges der Karyomeritenbildung in den Anaphasen, so ist es jedenfalls sicher, dass die Karyomeriten mit ihren Höfen nichts Anderes vorstellen als die Kernbläschen, die so vielfach bei der Kernrekonstruktion auftreten. Schon vor 25 Jahren hat Bütschli (8) diese Erscheinung für *Cucullanus*, *Limnaeus*, *Succinea*, *Nephelis* und die Spermatogonien von *Blatta* eingehend beschrieben[1] und seitdem finden wir den Vorgang von den verschiedensten Beobachtern für die verschiedensten Objekte geschildert. Es handelt sich meist darum, dass die Chromosomen nach der Theilung bläschenförmig werden und diese Bläschen dann zum Kern verschmelzen. Über das Verhalten des Chromatins hierbei wird wenig mitgetheilt, da die Bläschen meistens auch zu klein sind, um viel erkennen zu lassen. Ein solches excessives Wachsthum der Bläschen und ein ähnliches Verhalten ihrer Chromatinbestandtheile

[1] Es ist an der Zeit, auf eine historische Nachlässigkeit hinzuweisen, die in der cytologischen Litteratur gang und gäbe geworden ist. Ich meine die auffallende Ignorirung der grundlegenden Untersuchungen Bütschli's (8) aus dem Jahre 1876, in denen die Erscheinungen der Mitose zum ersten Male gründlich untersucht und dargestellt wurden. Ein typisches Beispiel, das sich gerade auf den hier besprochenen Gegenstand bezieht, bietet die neueste Publikation von Montgomery (38). Dieser zählt nicht weniger als 24 Arbeiten auf, die die bläschenförmige Umwandlung der Chromosomen beschreiben, darunter Arbeiten von Remak aus dem Jahre 1855 (!) und von Oellacher (1872), während Bütschli's Untersuchungen, in denen der Gegenstand zum ersten Male im richtigen Zusammenhang dargestellt und so ausführlich behandelt wurde, wie seitdem nie wieder, keine Erwähnung finden. Das Gleiche ist in dem bekannten Lehrbuch von Henneguy (25) der Fall, dem Montgomery einen Theil seiner Citate entnahm.

wie bei *Polystomum* ist meines Wissens noch nicht beschrieben worden. Es sei nur noch erwähnt, dass in einer der vorläufigen Mittheilungen von VAN DER STRICHT (45) über *Thysanozoon* eine Abbildung gegeben wird, die den Ei- und Samenkern ebenfalls aus ziemlich großen Bläschen mit dunkel gefärbten Inhaltskörpern bestehend erkennen lässt.

Dass in den Karyomeriten das gesammte Chromatin der Chromosomen enthalten ist, geht aus obigen Beschreibungen wohl ohne Weiteres hervor. Ob sich dasselbe nun aber in bestimmter Weise auf sie vertheilt und in welcher Weise dies wohl geschieht, ist schwer zu entscheiden. Es wurde bereits oben darauf hingewiesen (s. p. 20), dass die paarweise Anordnung der Karyomeriten im Samenkern wohl von principieller Bedeutung sein kann und die korrespondirenden Angaben von WHEELER (49) und VAN DER STRICHT (46) angeführt. Dem können wir jetzt noch die paarweise Anordnung der Karyomeriten in den Anaphasen der Furchungszellen zugesellen und auf das oben über das Verhältnis der Karyomeriten zur Chromosomenzahl Gesagte hinweisen. Ich möchte danach in der That annehmen, dass ursprünglich jedem Chromosom ein Karyomeritenpaar entspricht. Jeder Karyomerit seinerseits entsteht vielleicht durch Verschmelzung einer bestimmten Zahl kleinster Chromatinkörnchen, wie sie zuerst bei der Rückbildung der Chromosomen auftreten. Es würden sich dann die Karyomeriten vielleicht mit den Chromiolen EISEN's (15) in Beziehung setzen lassen. Diese Annahme würde vielleicht auch die Fälle erklären, in denen ich in einer einzelnen Zelle überaus zahlreiche Karyomeriten (ca. 40) fand. Es haben sich da vielleicht die eben erwähnten kleinen Chromatinkörnchen sämmtlich in Karyomeriten umgewandelt. Die großen Karyomeriten, die wir als die Grundlage der Nucleolen des Ruhekerns deuteten, wären dann die Chromoplasten EISEN's, die gewissermaßen der Chromosomenbildung oder einer sonstigen Funktion der Karyomeriten vorstehen. Bei dem regen Stoffwechsel, dem die Karyomeriten sicher unterliegen und den daraus folgenden Theilungen, eben so bei den sicher auch vorkommenden Verschmelzungen ist die Inkonstanz ihrer Zahl jedenfalls begreiflich.

Schließlich noch einige Worte über die Bedeutung der Karyomeriten im Zellleben. Ich glaube, dass es keinem Zweifel unterliegen wird, dass die Umwandlung der Chromosomensubstanz in Karyomeriten zunächst eine Oberflächenvergrößerung bedeutet, die im gleichen Sinn aufzufassen ist, wie das von RÜCKERT (40) beschriebene

Riesenwachsthum der Chromosomen im Selachierei. »Es wird wohl Niemand bezweifeln, dass das Chromatingerüst in steter Wechselbeziehung zur übrigen Substanz des Kernes und zur Zellsubstanz steht. Diese Wechselwirkungen werden cet. par. um so energischer vor sich gehen können, je größer die Oberfläche ist, welche das Chromatingerüst seiner Umgebung darbietet. Sie würden daher beeinträchtigt werden, wenn das Wachsthum der Chromosomen zu so riesigen Dimensionen in einer einfachen Anschwellung des ganzen Gebildes . . . . . bestehen würde.« Dass in der That bei *Polystomum* in der Wechselwirkung zwischen Kernsubstanz und Protoplasma der Grund zu jener Umbildung der Chromosomen liegt, wird auch durch das spätere Verhalten der Karyomeriten bewiesen, die ja in der ganzen Zelle sich zerstreuen (ob durch eigene amöboide Beweglichkeit ihrer Höfe oder durch Strömungen im Plasma, ist gleichgültig) und so reichlich Gelegenheit zum Stoffaustausch haben. Welcher Art dieser Stoffwechsel ist, lässt sich vielleicht auch erschließen, wenn wir erwägen, dass im Laufe der Embryonalentwicklung eines Trematoden dieser auf Kosten der Dotterzellen beträchtlich anwächst. Die hierbei in Betracht kommenden Ernährungsvorgänge fallen natürlich in die Zeit der sogenannten Zellruhe, die in diesem Fall aber besser als Zeit der vegetativen Thätigkeit zu bezeichnen wäre. Wir müssen also desshalb annehmen, dass die Karyomeriten der Ernährung der Zelle und ihren Stoffwechselbeziehungen zur Außenwelt (den Dotterzellen) vorstehen.

Noch sei kurz auf die Möglichkeit einer phylogenetischen Deutung der Karyomeritenbildung hingewiesen. HÄCKER (24) konnte im Anschluss an die Versuche einiger Botaniker durch Einwirkung von Äther auf die Eier von *Cyclops brevicornis* bewirken, dass sich die Chromosomen zu bläschenförmigen Theilkernen umbildeten, ein Umbildungsprocess, der in seinen letzten Phasen an die Metamorphose des kompakten Spermakerns zum bläschenförmigen männlichen Vorkern erinnere. Die Bläschen verschmelzen dann zu einer Anzahl von Theilkernen. HÄCKER schließt daraus: »Und wenn also, wie dies nicht nur bei *Cyclops*, sondern auch bei verschiedenen anderen Metazoen der Fall ist, schon bei der normalen Furchung die Tochterkerne durch Verschmelzung mehrerer selbständig gebildeter Theilkerne entstehen, so dürfte speciell hierin ein primitives Merkmal liegen, ein Merkmal, welches darauf hinweist, dass der Furchungskern des Metazoeneies ursprünglich ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Theilkernen darstellt.« Zu ähnlichen

Ansichten ist auch SPULER (43) bei der Untersuchung von degenerirenden Eizellen des Säugerovariums gelangt und anscheinend unabhängig von diesen beiden Forschern auch MONTGOMERY (38). Vielleicht ließe sich dieser Gedankengang auch auf die hier beschriebenen Erscheinungen übertragen; weitere Spekulationen möchte ich aber darüber hier nicht anstellen.

Zum Schlusse möchte ich die angenehme Pflicht erfüllen, meinem verehrten Lehrer Herrn Geh. Hofrath Prof. O. BÜTSCHLI für alle Unterstützung und Förderung, die er mir in reichstem Maß angedeihen ließ, meinen innigsten Dank auszusprechen, und nicht minder auch Herrn Prof. A. SCHUBERG für Alles, was ich ihm verdanke.

Heidelberg, im November 1901.

Nachtrag bei der Korrektur.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine Untersuchung von HALKIN über den gleichen Gegenstand, die desshalb nachträglich noch besprochen werden muss[1], so weit sie sich auf das eben behandelte Thema bezieht. Auf die Untersuchungen dieses Autors über die Furchung und erste Entwicklung will ich an anderem Orte zurückkommen. HALKIN war im Stande, in die ersten Vorgänge vor Bildung des ersten Richtungskörperchen tiefer einzudringen, als es mir gelang, wenigstens so weit es die achromatischen Strukturen angeht. An der Peripherie des Eies tritt bei noch völlig intaktem Kern eine Sphäre auf, deren Centrum von einem geknickt-stabförmigen Centralkörper eingenommen wird. Ihre Strahlen reichen allmählich bis zum Kern, der an dieser Stelle eine Einbuchtung erfährt. Indem die Sphäre mehr ins Innere des Eies rückt, kommt ein Bild zu Stande, das dem in Fig. 3 abgebildeten entspricht. Nunmehr theilt sich der Centralkörper und es bildet sich ein Amphiaster, der aber in gar keinem Zusammenhang mit dem Kern steht. Aus dem Kern nun bilden sich, — wie, wird nicht angegeben, — Chromosomen von zunächst ganz unregelmäßiger Form, die allmählich biskuitförmig werden. Ihre Zahl ist zehn. Inzwischen sind auch die Sphären an die beiden Pole gerückt und die erste Richtungsspindel ist fertig. Das Diasterstadium und die Bildung des Richtungskörperchen konnten

[1] H. HALKIN, Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. Arch. de Biol. T. XVIII. 1901.

nicht beobachtet werden. So weit diese Angaben sich auf die achromatischen Theile der Zelle beziehen, möchte ich mir kein Urtheil darüber erlauben. In Bezug auf die chromatischen aber glaube ich, werden meine abweichenden Beobachtungen sogar durch HALKIN's eigene Zeichnungen gestützt. Bei der Bildung der Chromosomen soll nach diesem ja nur das Kerngerüst in Frage kommen, während der Nucleolus eine Zeit lang noch erhalten bleibt und dann zu Grunde geht. Nun finden sich aber auf den HALKIN'schen Figuren 2 und 6 gerade zwei Stadien abgebildet, die mir fehlende Übergangsbilder zwischen meinen Figg. 13 und 4 darstellen. Das eine Ei zeigt den Nucleolus in zwei ungleich große Kugeln gleichen Aussehens zerfallen, während im anderen aus dem Nucleolus zwei kleinere Kugeln ausgetreten sind. Was aus diesen wird, wird nicht angegeben, mir scheint es aber unzweifelhaft zu sein, dass darin der Beginn der Karyomeritenbildung zu sehen ist. Es scheint mir danach keinem Zweifel zu unterliegen, dass der Nucleolus das ganze Chromatin des Kernes enthält, aus dem sich die Chromosomen bilden. Übrigens mehren sich auch in neuester Zeit die Angaben, die eine solche Entstehung der Chromosomen aus dem Nucleolus beweisen, wie z. B. die kürzlich erschienenen Untersuchungen von HARTMANN[1] und WILSON[2]. Was die unregelmäßige Gestalt der Chromosomen vor der Bildung des ersten Richtungskörperchen betrifft, so dürfte sie wohl auf schlechter Fixirung beruhen, da niemals dergleichen sich auf meinen Präparaten fand, und da auch die HALKIN'schen Bilder der Chromosomen der zweiten Richtungsspindel dies deutlich zeigen. Auf die Chromosomenzahl will ich weiter unten zu sprechen kommen.

In vollständiger Übereinstimmung mit dem oben Ausgeführten weist HALKIN auch auf die Bedeutung der das ganze Ei durchsetzenden Richtungsspindel für die Mechanik der inäqualen Zelltheilung hin. Das Tochterplattenstadium und die Bildung des Richtungskörperchen konnte HALKIN nicht feststellen; in meinen Präparaten gehören diese gerade zu den häufigeren Stadien. Auch in Bezug auf das schnelle Verschwinden des Richtungskörperchen stimmen unsere Angaben überein.

Nach HALKIN theilt sich nach der Ausstoßung des ersten Richtungskörpers die Sphäre, in der nunmehr keine Centralkörper mehr

---

[1] M. HARTMANN, Studien am thierischen Ei. I. Ovarialei und Eireifung von Asterias. Zool. Jahrb. Abth. f. Anat. XV. 1902.

[2] E. B. WILSON, Experimental studys in cytology. I. Arch. f. Entwicklungsmechanik. XII. 1901.

vorhanden sind, was ja auch mit meinen Beobachtungen übereinstimmt. Von den Chromosomen konnte HALKIN nicht viel sehen, die Figuren geben statt ihrer nur gefärbte Körnchen wieder, während sie in meinen Präparaten gerade hier schön in Schleifenform hervortreten. Nachdem beide Richtungskörper ausgestoßen wurden, bleiben im Ei nach HALKIN noch zehn Chromosomen zurück. Wie dies zu Stande kommen soll, nachdem die ursprüngliche nicht reducirte Zahl auch zehn betrug, ist mir nicht ganz klar. Für die erste Richtungsspindel wird später die Chromosomenzahl 20 angegeben. Sicherlich sind diese Zahlen nicht richtig. Ich konnte sowohl bei der Bildung des zweiten Richtungskörperchens, als auch bei der ersten Furchungsspindel mit ziemlicher Sicherheit die Zahlen vier resp. acht feststellen und kann es auch für die Furchungszellen versichern, dass eine so hohe Zahl wie 20 gänzlich ausgeschlossen ist.

Was die Bildung der Vorkerne betrifft, so weichen unsere Resultate beträchtlich von einander ab. HALKIN sieht an der Peripherie des Eies eine Gruppe kleiner Bläschen auftreten, deren jedes einen Nucleolus enthält. Später tritt dann gegenüber noch eine zweite Gruppe solcher Bläschen auf. Von Chromatin ist in diesen keine Spur vorhanden; dies soll sich aufgelöst haben, während die großen Nucleolen als nicht chromatisch betrachtet werden. Dass diese Auffassung irrthümlich ist, dürfte aus meinen obigen Ausführungen zur Genüge hervorgehen: es unterliegt gar keinem Zweifel, dass diese Nucleolen (Karyomeriten) das Chromatin der Chromosomen, aus denen sie hervorgegangen sind, enthalten. Die Stadien, die dies mit Sicherheit erweisen, sind HALKIN entgangen. Auch konnte HALKIN die merkwürdige Umformung des Spermakerns nicht beobachten. Die Beschreibung des allmählichen Heranwachsens der Bläschen stimmt mit meinen Befunden überein, dagegen glaube ich, dass dem belgischen Autor in der Deutung einiger Stadien ein wesentlicher Irrthum untergelaufen ist. Er giebt nämlich an, dass nach einiger Zeit männlicher und weiblicher Vorkern sich so in der Peripherie des Eies anordnen, dass sie nur in der einen Eihälfte liegen, während in der anderen sich die Sphäre mit dem Centrosom findet. Die Abbildungen aber, die von diesen Stadien gegeben werden, lassen es mir sehr wahrscheinlich erscheinen, dass es sich um die Stadien vor der Bildung des ersten Richtungskörpers handelt, die meinen Figg. 4, 5, 8, 9, 10 entsprechen. Das Centrosom würde sich ähnlich verhalten, wie ich es in Fig. 14 dargestellt habe. Dass auch HALKIN auf seinen Präparaten von diesem Stadium nichts von den oben erwähnten

34. R. LEUCKART, Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere während des Jahres 1863. Berlin 1865.
35. —— Die Parasiten des Menschen. 1. Aufl. 1876, 2. Aufl. 1886—1901.
36. F. R. LILLIE, The organisation of the egg of Unio based on a study of its Maturation, Fertilization and Cleavage. Journ. Morph. Vol. XVII. 1901.
37. v. LINSTOW, Über den Bau und die Entwicklung des Distomum cylindraceum. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXXVI. 1890.
38. TH. H. MONTGOMERY, A study of the Chromosomes of the Germ cells of Metazoa. Transact. Amer. Philos. Soc. Vol. XX. 1901.
39. G. PLATNER, Über die Befruchtung von Arion empiricorum. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXVII. 1886.
40. J. RÜCKERT, Zur Entwicklung des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. Bd. VII. 1892.
41. —— Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier. Festschrift für C. v. KUPFFER. Jena 1899.
42. v. SIEBOLD und STANNIUS, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin 1848.
43. A. SPULER, Über die Theilungserscheinungen der Eizellen in degenerirenden Follikeln des Säugerovariums. MERKEL und BONNET's Anat. Hefte. Heft L. 1900.
44. E. STIEDA, Über den Bau des Polystomum integerrimum. REICHERT und DUBOIS. Arch. für Physiol. 1870.
45. O. VAN DER STRICHT, Les ovocentres et les spermocentres de l'ovule de Thysanozoon Brocchi. Verh. anat. Ges. 1897.
46. —— La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de Thysanozoon Brocchi. Arch. de Biol. Tome XV. 1897.
47. FR. VEJDOVSKY, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. Prag 1888.
48. VEJDOVSKY und MRÁZEK, Centrosom und Periplast. Sitz.-Ber. d. k. böhm Ges. d. Wissens. in Prag. Math.-Naturw. Kl. 1898.
49. W. M. WHEELER, The Maturation, Fecundation and early Cleavage in Myzostoma. Arch. de Biol. Vol. XV. 1897.
50. C. O. WHITMAN, The embryology of Clepsine. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XVIII. 1878.
51. R. v. WILLEMOES-SUHM, Zur Naturgeschichte des Polystoma integerrimum und des P. ocellatum Rud. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 22. 1872.
52. E. B. WILSON, The cell in Development and Inheritance. 2. Aufl. 1900.
53. E. ZELLER, Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystomum integerrimum Rud. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII. 1872.
54. —— Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII. 1876.
55. H. E. ZIEGLER, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895.
56. —— Experimentelle Studien über die Zelltheilung. Arch. für Entwicklungs-Mech. Bd. VI und VII. 1898.
57. O. L. ZUR STRASSEN, Über das Wesen der thierischen Formbildung. Verh. Deutsch. Zool. Ges. 1898.

— — —

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat bei SEIBERT, homog. Immers. Apochr. 2 mm entworfen, die Figg. 6, 7, 35—40 mit Compens.-Oc. 12, die Fig. 12*a* mit Compens.-Oc. 18, alle anderen mit Compens.-Oc. 8.

Tafel XXII.

Fig. 1. Spermakern, dessen Karyomeriten auf dem Umfang einer Ellipse angeordnet und durch Plastinzüge mit einander verbunden sind. Der centrale Karyomerit in einem hellen Hofe.

Fig. 2. Noch unveränderte Eizelle im eben abgelegten Ei.

Fig. 3. Eizelle, deren Kern durch Attraktionssphäre mit Centrosom *c* in der Mitte eingebuchtet wird. Nucleolus vergrößert und ellipsoidisch.

Fig. 4. Ei kurz nach Eintritt des Spermatozoon. Kern in zahlreiche Karyomeriten mit ihren dunkleren Höfen zerfallen.

Fig. 5. Dessgleichen. Die Karyomeriten liegen in hellen Höfen. Ein großer heller, ellipsoidischer Raum enthält zwei blasse Körperchen *c*, wohl das getheilte Centrosom.

Fig. 6. Kern einer Dotterzelle.

Fig. 7. Der Spermakern der Fig. 15 bei stärkerer Vergrößerung.

Fig. 8. Ei mit Karyomeriten in dunkeln Höfen. Bei *c* Centrosom mit Strahlung. Oben spindelförmiger Samenkern mit dunklem Binnenkörper.

Fig. 9. Ei im Beginn der Chromosomenbildung zur ersten Richtungsspindel. Die Karyomeriten in dunkleren Höfen; darin lange chromatische Fäden.

Fig. 10. Dessgleichen. Die Karyomeriten in hellen Höfen. Bei *ch* chromosomenartige Gebilde.

Fig. 11. Erste Richtungsspindel. Flaschenkürbisform der Eizelle. Unten der Samenkern mit chromatischen Körnern ist aus einem der folgenden Schnitte eingezeichnet.

Fig. 12. Äquatorialplatte der ersten Richtungsspindel mit acht stäbchenförmigen Chromosomen.

Fig. 12*a*. Erstes Richtungskörperchen in Bildung begriffen. Zusammensetzung der Chromosomen aus einzelnen Chromatinkugeln.

Fig. 13. Kern eines frisch abgelegten Eies. Aus dem Nucleolus tritt ein stark gefärbter Körper aus. (Beginn der Karyomeritenbildung.)

Fig. 14. Erste Richtungsspindel.

Fig. 15. Zweite Richtungsspindel. Vier schleifenförmige Chromosomen an jedem Pol. Rechts unten der Samenkern (s. Fig. 7). *Rk*, erstes Richtungskörperchen.

Fig. 16. Frühestes Stadium der Ausbildung von Ei- und Samenkern. Kleine Karyomeriten innerhalb von Plastinzügen.

Fig. 17. Weiteres Stadium dessgleichen. Die Plastinzüge netzartig vereinigt. *ck*, centraler Karyomerit.

Tafel XXIII.

Fig. 18. Weiteres Stadium dessgleichen. Die Karyomeriten angewachsen, innerhalb der hellen Höfe. *ck*, centraler Karyomerit.

Fig. 19. Weiteres Stadium dessgleichen. Karyomeriten des Samenkerns

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

Fig. 18.

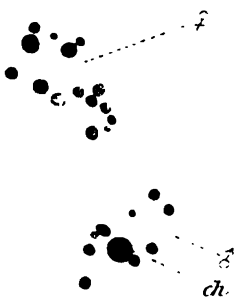


Fig. 19.

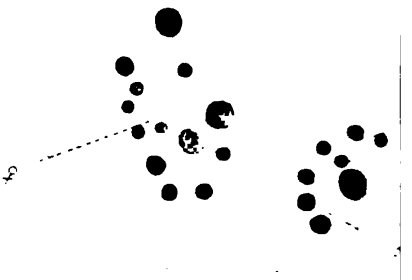


Fig. 22.

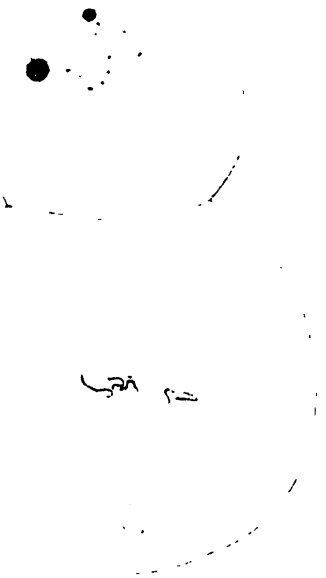


Fig. 23.

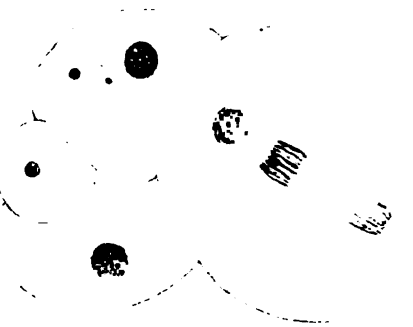


Fig. 30.

Fig. 29.

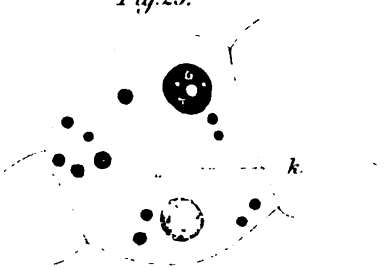


Fig. 20.

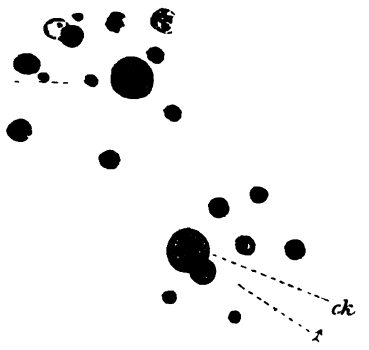


Fig. 21.

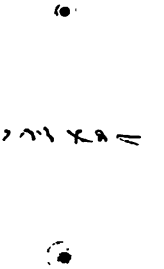


Fig. 26.

Fig. 24.

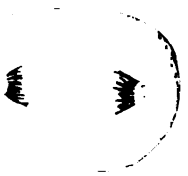


Fig. 25.

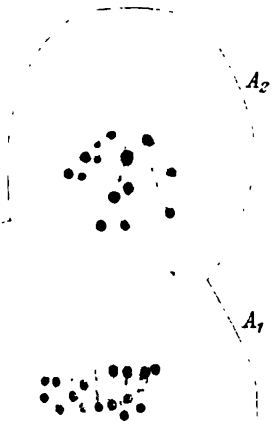


Fig. 27.

Fig. 32.

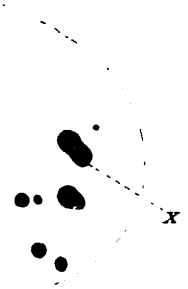


Fig. 28.

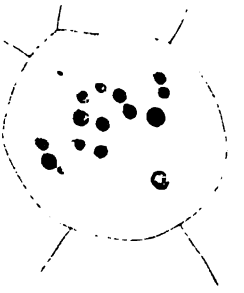


Fig. 33.

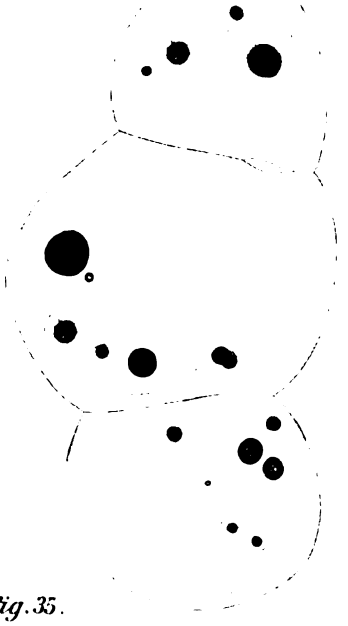


Fig. 34.

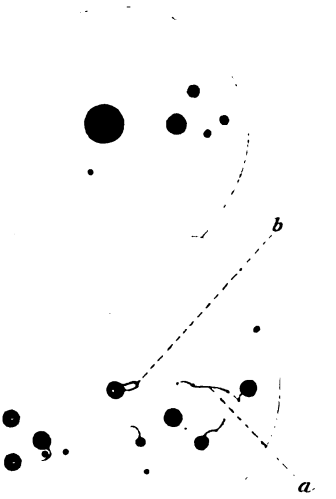


Fig. 35.

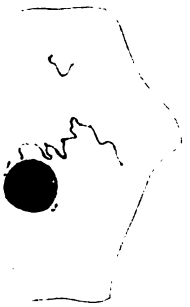


Fig. 36.

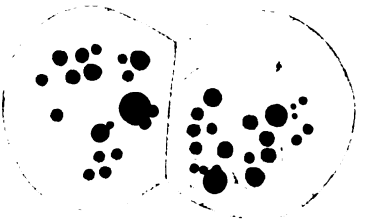


Fig. 38.

Fig. 39.

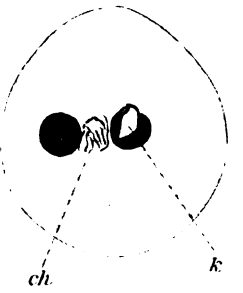


Fig. 37.

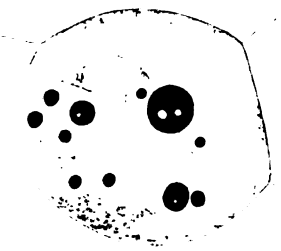
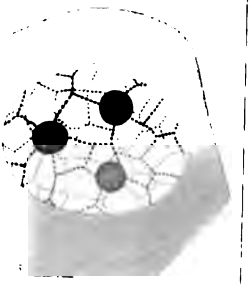


Fig. 40.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

JAN 14 1986

1-MONTH--MONOGRAPH

U.C. BERKELEY LIBRARIES
C039722361

Fig. 18.

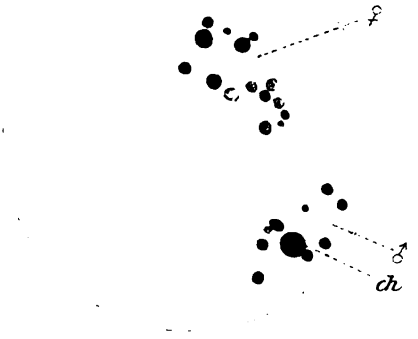


Fig. 19.

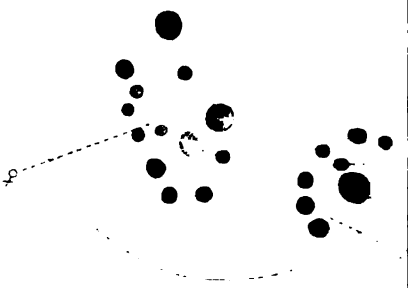


Fig. 22.

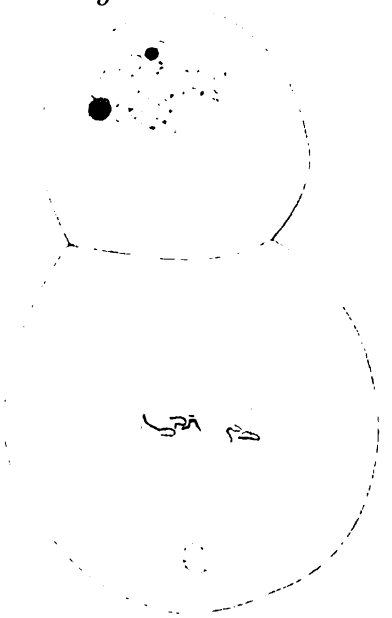


Fig. 23.

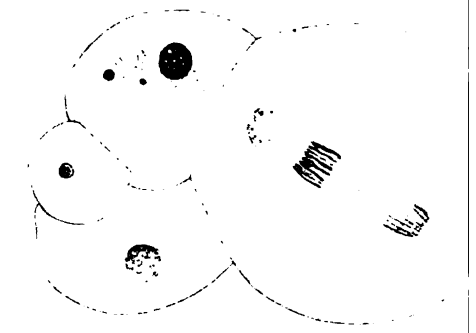


Fig. 30.

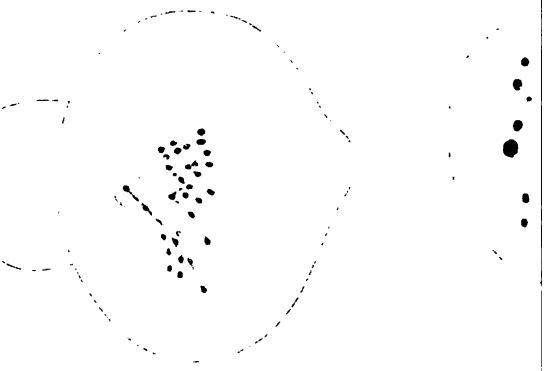


Fig. 29.

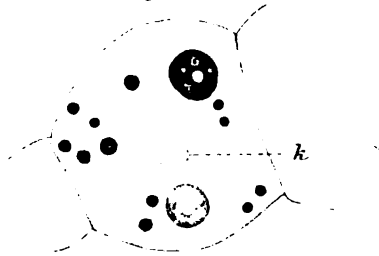


Fig.20.

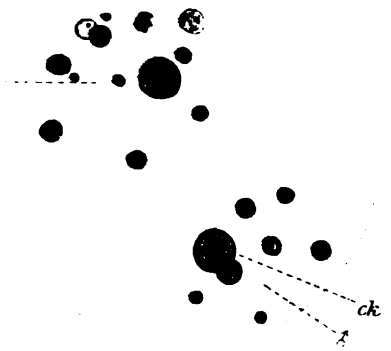


Fig.21.

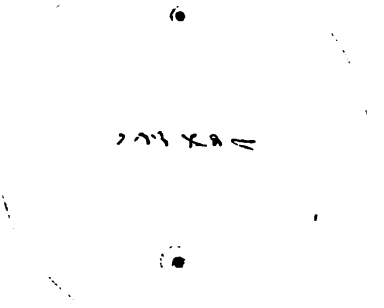


Fig.24.

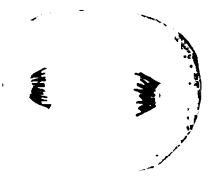


Fig.25.

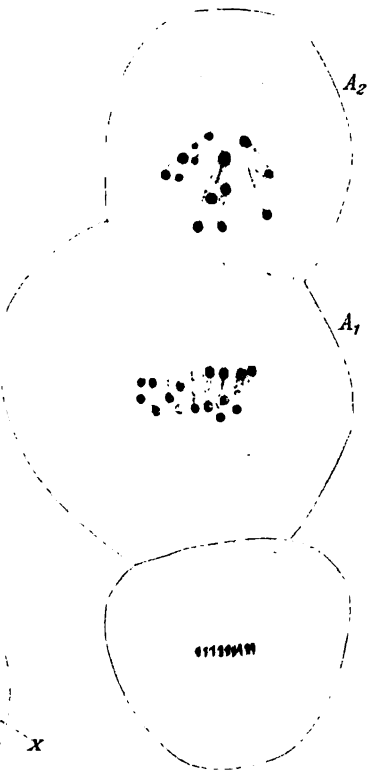


Fig.26.

Fig.27.

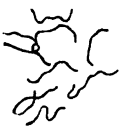


Fig.32.

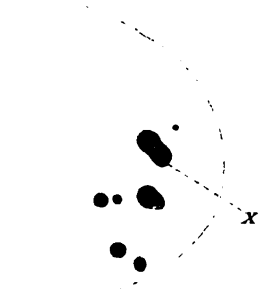


Fig.28.

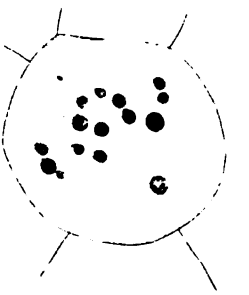


Fig. 33.

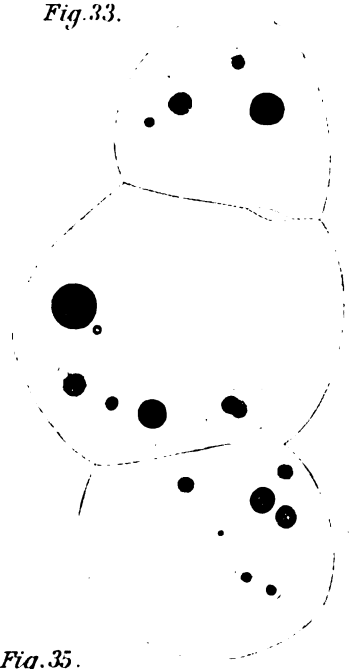


Fig. 34.

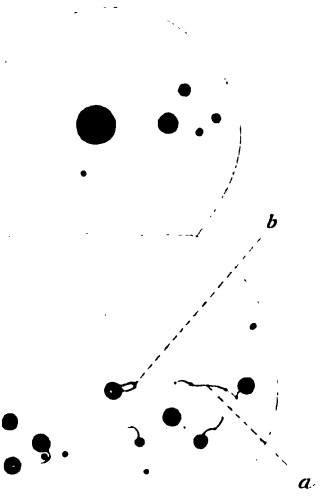


Fig. 35.

Fig. 36.

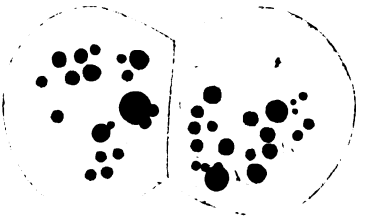


Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 37.

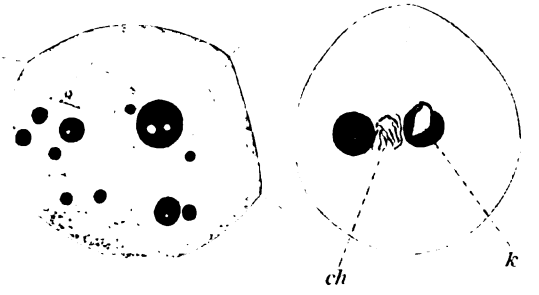
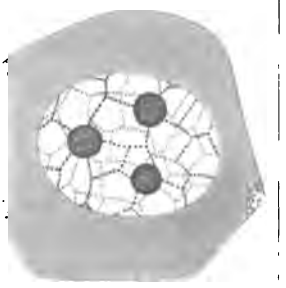


Fig. 40.



Wilhelm Engelmann

JAN 14 1956

1-MONTH--MONOGRAPH

U.C. BERKELEY LIBRARIES
C039722361